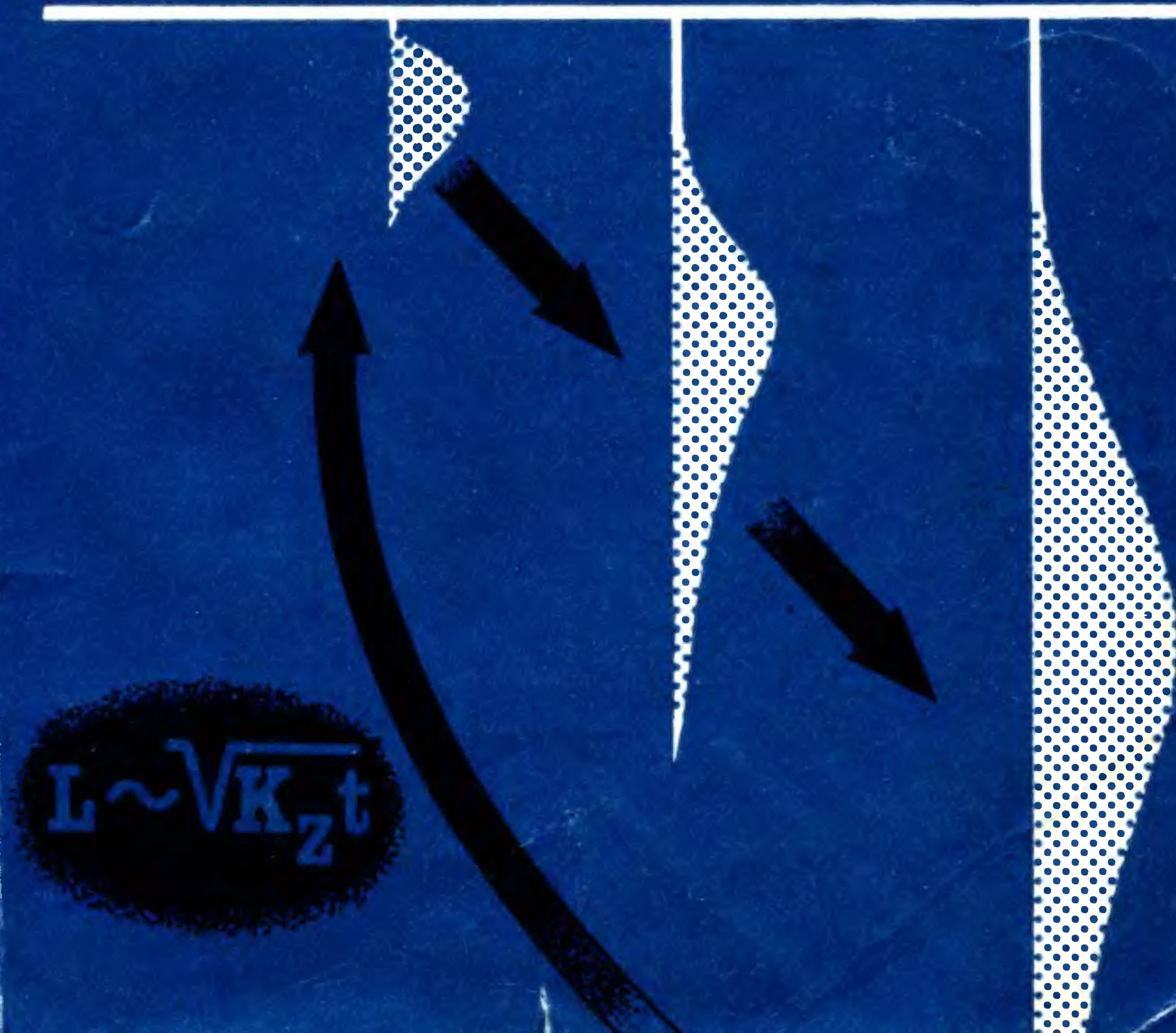
VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

Ю. А. Рудяков

ДИНАМИКА ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ пелагических животных



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ОКЕАНОЛОГИИ им. П.П. ШИРШОВА

Ю.А. Рудяков

ДИНАМИКА ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ пелагических животных

Ответственный редактор
чл.-корр. АН СССР М.Е. ВИНОГРАДОВ



МОСКВА
"НАУКА"
1986

УДК 577.472

Р у д я к о в Ю.А. **Динамика вертикального распределения пелагических животных.** М.: Наука, 1986.

Предложен комплекс методов для исследования двигательной активности и скорости пассивного погружения планктонных животных, а также статистические методы количественного описания и множественного сравнения распределения организмов по глубине. Применение этих методов позволило сформулировать новые концепции относительно механизмов суточных, сезонных и возрастных вертикальных миграций пелагической фауны. Состоятельность предложенных гипотез проверяется методом математического моделирования. Полученные результаты использованы для оценки потока живых организмов в направлении дна океана, среднего возраста населения различных глубин и перспектив глубоководного пелагического промысла.

Для океанологов, гидробиологов, экологов, работников рыбного хозяйства.

Табл. 24, ил. 36, библиогр. 407 назв.

Р е ц е н з е н т ы:

А.В. МОНАКОВ, Н.В. ПАРИН

Р $\frac{2001050100-002}{042(02)-86}$ 233-86-I

© Издательство "Наука", 1986 г.

ВВЕДЕНИЕ

Важная задача морской гидробиологии состоит в создании теории биологического продуцирования Мирового океана с учетом физических и химических условий существования животных и растений (Бреховских, 1979). Создание этой теории позволит наиболее эффективно использовать ресурсы океана, не переступая пределы, за которыми деятельность человека вызовет катастрофические изменения биосферы. Надежность такой системы прогнозирования результатов человеческой деятельности в большой степени определяется объемом фундаментальных знаний о структуре и функционировании сообществ океана.

Предлагаемая работа посвящена исследованию вертикальной пространственной структуры популяций пелагических животных. Важность этой темы определяется несколькими соображениями.

1. Процессы формирования вертикального распределения пелагических организмов определяют передачу энергии от поверхности в глубину (Виноградов, 1968) и существенно влияют на круговорот веществ в океане, так как деятельность населения пелагиали является важной частью процессов осадкообразования (Лисицын, 1978) и миграции химических элементов.

2. Вертикальный поток органического вещества определяет продуктивность мезо- и батипелагиали и, следовательно, перспективы промыслового освоения больших глубин (Цейтлин, 1981д).

3. От вертикального распределения пелагических организмов зависят гидроакустические (Бреховских, Лысанов, 1982) и гидрооптические (Ерлов, 1980) характеристики различных слоев, в том числе их способность к биолюминесценции (Гительзон, 1976, 1977).

4. Интерес к вертикальному распределению видов пелагической фауны обусловлен не только непосредственным влиянием организмов на физико-химические свойства вод океана (Вернадский, 1923), но и тем, что планктонное население может служить одной из важных характеристик водных масс (Добровольский, 1961; Виноградов, 1968). Поэтому результаты исследований вертикальной структуры населения пелагиали могут оказаться полезными для других разделов океанологии и даже служить основой для принятия весьма ответственных рекомендаций, примером которых может служить запрещение захоронения в глубинах океана отходов атомной промышленности (Богоров, Тареев, 1960; Бреховских, 1982).

Цель работы состоит в изучении подвижности пелагических животных, статистических характеристик вертикального распределения особей отдельных видов и стадий жизненного цикла и в исследовании процессов формирования вертикальной структуры популяций.

В работе используется определение пелагической фауны как комплекса видов, независимых от дна (Murray, Hjort, 1912). В этом отношении пелагическая фауна противопоставляется придонной или нектобентосной, населяющей экотон между пелагическими и донными биотопами (Беклемишев, 1969). Формальное различие между представителями этих экологических групп состоит в том, что в достаточно глубоких водоемах характерная глубина обитания независима от глубины водоема в случае пелагических видов и прямо пропорциональна последней для видов нектобентоса.

Вслед за Эндрьюарта и Берчем (Andrewartha, Birch, 1954), мнение которых разделяет Кестевен (1968), я считаю, "что распределение и обилие представляют две стороны одной монеты", так как "объяснение распределения и обилия должно зависеть от шансов животного выжить и размножиться в том конкретном месте, где оно живет" (Кестевен, 1968, с. 164–165). При таком экологическом подходе к проблемам биогеографии "ареал" приобретает смысл "размаха варьирования" (значений пространственных координат) в математической статистике. В соответствии с этой концепцией ареала, его теоретическая граница для пелагических организмов есть поверхность в трехмерном пространстве географических координат и глубины, представляющая собой геометрическое место точек равной вероятности обнаружения особи данной популяции – вероятности настолько малой, что для решения определенных задач ее можно считать равной нулю. Сходное вероятностное определение положения границы ареала предложил и широко использовал К.В. Беклемишев (1969), а на возможность толкования пределов вертикального распределения как вертикальных границ ареала пелагических животных указал М.В. Гептнер (1981).

В последующем изложении поверхностной плотностью называется число особей под 1 м^2 поверхности, а объемной плотностью – число особей в 1 м^3

Рисунки, таблицы и формулы имеют номер главы и порядковый номер.

Интерес к исследованию различных аспектов существования пелагической и глубоководной фауны был мне привит Яковом Авадьевичем Бирштейном и Львом Александровичем Зенкевичем, под руководством которых сформулированы некоторые задачи данной работы, намечены пути их решения и проведена таксономическая обработка материала о вертикальном распределении пелагических остракод в желобах западной части Тихого океана. Работа была продолжена под руководством Вениамина Григорьевича Богорова, интерес которого к вертикальному распределению зоопланктона и к вертикальному расчленению вод океана обеспечил традиционность исследований этого направления в лаборатории планктона Института океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР. Беседы с Николаем Александровичем Плохинским и лекции, которые он читал на биолого-почвенном факультете МГУ, послужили толчком и надежной основой для изучения математической статистики и программирования. С приемами имитационного моделирования меня познакомил Владимир Васильевич Меншуткин. Под влиянием книги Михаила Евгеньевича Виноградова о вертикальном распределении океанического зоопланктона (1968) и при его

непосредственном участии был окончательно определен круг решаемых проблем.

Выполнению работы способствовала возможность обсуждения промежуточных и окончательных результатов работы на заседаниях коллоквиума лаборатории планктона Института океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР и в ходе неофициальных бесед с сотрудниками института. В этой связи мне особенно хочется отметить и сердечно поблагодарить Атэю Константиновну Гейнрих и Вадима Борисовича Цейтлина, уделивших моей работе немало времени и самого пристального внимания, а также Ростислава Всеволодовича Озмидова и Александра Юрьевича Бенилова, взявших на себя труд критического анализа некоторых разделов заключительных глав предлагаемого исследования.

Глава 1

СТАТИСТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ОСОБЕЙ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

В результате многолетних исследований стали известны общие закономерности вертикального распределения биомассы планктона и их региональные особенности (Виноградов, 1968). Ключом к пониманию процессов, формирующих эти закономерности, может служить структура вертикального распределения отдельных популяций, т.е. характер распределения по глубине групп особей популяции, выделяемых по возрастным признакам. К настоящему времени накоплен значительный объем сведений по этому вопросу. Поэтому применение статистических методов описания форм вертикального распределения и множественного сравнения таких распределений представляется совершенно естественным.

1.1. МЕТОДЫ ОПИСАНИЯ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ОРГАНИЗМОВ

Общепринятым способом представления данных о вертикальном распределении является приведение всего полученного цифрового материала в форме таблиц или графиков. Достоинство метода – возможность наиболее полного описания исходного материала. Однако низкая воспроизводимость планктонных данных, где ошибка одного наблюдения может превышать 100% (Cassie, 1968), заставляет оценивать элемент неопределенности в результатах наблюдений и представлять их в наиболее компактной форме. Например, если распределение исходных данных подчиняется нормальному закону, то вместо всего ряда наблюдений достаточно привести их число, среднее значение и дисперсию. Это дает возможность более кратко описать данные и облегчает их понимание и сопоставление с другими. По существу, это то, что один из основоположников современной статистики Р. Фишер называл редукцией (сверткой) информации, приобретающей все большее значение в связи с увеличением потока публикаций. Большой объем исходных данных и является обычной причиной их исключения из текста статей, что препятствует накоплению фактов в этой области океанологии.

Вертикальное распределение особей пелагических организмов можно рассматривать как распределение в математическом смысле и для его описания и анализа использовать аппарат математической статистики (Плохинский, 1961).

Задача изучения вертикального распределения может быть сформулирована так. Рассматривается группа особей, однородная по таким признакам, как видовая принадлежность, пол и возраст. Подразумевается, что в пределах некоторой акватории имеется очень большое число таких особей, жи-

вущих на разной глубине. Это множество значений глубины представляет собой генеральную совокупность. Перед исследователем стоят две задачи: спланировать выборочное наблюдение таким образом, чтобы оно представляло соответствующую генеральную совокупность, и после этого на основе изучения полученной выборки сделать выводы относительно параметров этой генеральной совокупности. Таким образом, измеряемым признаком становится глубина нахождения каждой особи, попавшей в выборку, и задача изучения вертикального распределения сводится к нахождению интервальных оценок параметров распределения значений глубины.

Важнейшими параметрами вертикального распределения служат характеристики его положения на оси глубины (характерной глубины обитания), растянутости (рассеяния особей по вертикали), косости (асимметрии) и крутизны (эксцесса) (Рудяков, 1977а).

Обязательное условие получения несмещенных оценок параметров охват наблюдениями всего диапазона вертикального распределения изучаемой группы особей.

Со времен возникновения количественной планктонологии известны два метода сбора материала о распределении планктона по глубине вертикальным обловом водной толщи (Schütt, 1892). Один из них, метод непосредственного измерения, получил широкое распространение и заключается в послойных обловах замыкающимися сетями. Другой способ состоит в получении сведений о количестве планктона в слоях от поверхности до глубины z_1, z_2, , z_n. При этом обилие планктона в слое от z_i до z_{i+1} оценивается разностью значений обилия в ловах с глубины z_{i+1} и z_i. Это способ косвенного измерения, аналогичный, например, многим методам аналитической химии, и в частности методу определения веса по разности результатов взвешивания сосуда с веществом и пустого сосуда.

1.1.1. Обработка данных, полученных замыкающимися орудиями лова

Исходные данные могут быть получены двумя путями.

Первый состоит в измерении обилия в некоторых диапазонах глубины (т.е. в отдельных слоях) при помощи сетей вертикальными или, что предпочтительнее, косыми ловами. После послойного облова диапазона глубины, заселенного изучаемой группой, каждой пойманной особи может быть поставлено в соответствие значение средней глубины элементарного слоя облова. Таким образом, значения глубины поимки отдельных особей оказываются сгруппированными по классам глубин, а число особей в каждом лове выступает в качестве частоты, т.е. вероятности. Полученное распределение частот представляет собой выборочное распределение, характеристики которого могут служить оценками соответствующих параметров генеральной совокупности.

Второй путь состоит в измерении обилия на фиксированных глубинах при помощи батометров, планктоноcобирателей или горизонтально буксируемых сетей. Предпочтение следует оказывать горизонтальным ловам, так как на полученных результатах в наименьшей степени сказывается неравномерность горизонтального размещения планктона (Виноградов, 1968). Число особей в отдельных интервалах глубины определяется интегрированием.

Таблица 1.1

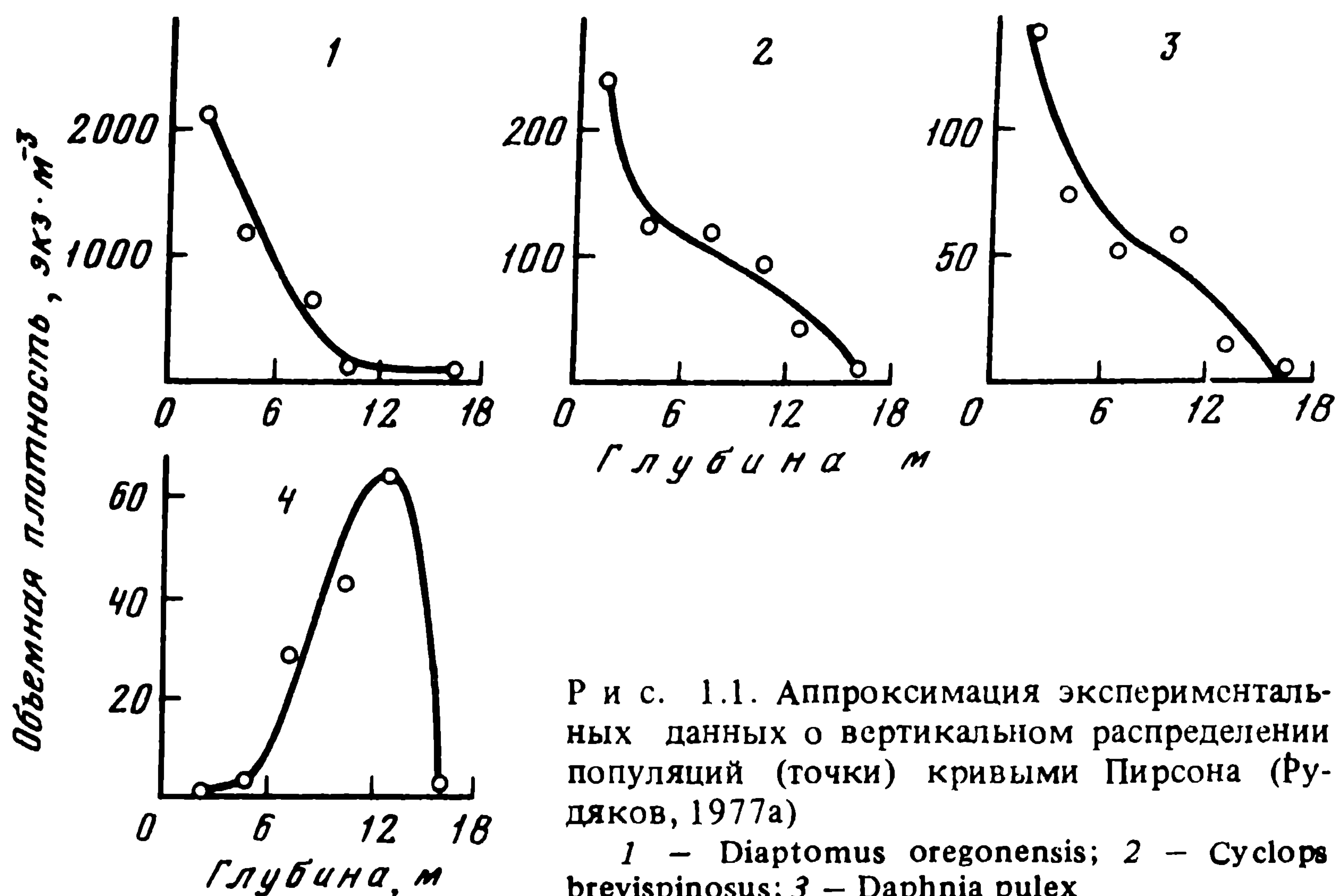
Параметры вертикального распределения некоторых массовых видов ракообразных оз. Мендота (Рудяков, 1977 а)

Вид	Поверхностная плотность, экз $\cdot м^{-2}$	$\bar{z}$, м	σ, м	*As*	*Ex*
Diaptomus oregonensis	4055	3,78	2,81	1,29	1,79
Cyclops brevispinosus	613	5,47	4,00	0,61	–0,84
Daphnia hyalina	342	5,31	3,92	0,66	–0,67
Daphnia pulex	132	11,30	2,54	–0,54	–0,64

Наиболее распространенной характеристикой положения распределения является среднее арифметическое. В качестве оценки положения вертикального распределения планктона эта величина применялась в работах Уортингтона и Гардинера (Worthington, 1931; Gardiner, 1933) и часто используется в работах советских планктонологов (Виноградов, 1968; Рудяков, 1971а, б). Если центр распределения оценивается средней арифметической $\bar{z}$, то в качестве меры рассеяния естественно избрать среднее квадратическое отклонение σ, а для измерения кососги и крутизны – показатель асимметрии *As* и показатель эксцесса *Ex*. В случае симметричного распределения значение *As* равно нулю. При $As < 0$ мода распределения, т.е. значение переменной, которому соответствует наибольшая частота, оказывается сдвинутой от $\bar{z}$ в сторону бо́льших значений, а при $As > 0$ наблюдается обратное. Показатель эксцесса *Ex* теоретически изменяется в диапазоне от -2 до $+\infty$. В случае нормальной кривой $Ex = 0$. При $Ex > 0$ имеется избыток наблюдений вблизи центра рассеяния (избыток относительно кривой нормального распределения), а при $Ex < 0$ – недостаток наблюдений. Способы вычисления этих параметров могут быть найдены в любом руководстве по математической статистике, лучшим из которых для биологов, видимо, следует признать книгу Снедекора (1961).

Таким образом, применив схему "средняя–среднее квадратическое отклонение" и добавив к ней показатели асимметрии и эксцесса, мы получаем набор параметров, характеризующих выборочное распределение, а имеющаяся возможность вычисления вероятных ошибок этих параметров позволяет получить интервальные оценки соответствующих параметров генеральной совокупности, что и является окончательной целью любого исследования такого рода.

Предлагаемая схема описания привлекает двумя достоинствами. Так как каждый из параметров имеет четко определенный реальный смысл, то их сопоставление по большим массивам данных может оказаться весьма полезным. Кроме того, по имеющимся значениям параметров можно производить реконструкцию исходных данных, привлекая для этого приемы построения распределений типов "*A*" и "*B*" (Митропольский, 1971) или распределений Пирсона (Elderton, Johnson, 1969). Обычно этими методами не могут быть реконструированы полимодальные распределения. Однако появление нескольких максимумов на кривой распределения есть



Р и с. 1.1. Аппроксимация экспериментальных данных о вертикальном распределении популяций (точки) кривыми Пирсона (Рудяков, 1977а)

1 — Diaptomus oregonensis; *2* — Cyclops brevispinosus; *3* — Daphnia pulex

статистический признак неоднородности выборки. Поэтому, если данные доказывают воспроизводимость и, следовательно, реальность распределений с двумя или с еще большим числом максимумов, то этот факт должен служить основанием для углубленного исследования особей изучаемой группы с целью проверки их физиологической, видовой, половой или возрастной однородности. Результаты такой проверки приводят к важным заключениям таксономического или экологического характера (Deevey, 1972; Longhurst, 1976a; Williams, Lindley, 1980; Roe, 1984).

В качестве примера практического применения изложенного метода описания рассмотрим данные о вертикальном распределении массовых видов ракообразных, полученные вертикальными ловами по 6 слоям в темное время суток в оз. Мендота 7–14 июля 1894 г. (Birge, 1895).

По исходным данным были вычислены параметры, приведенные в табл. 1.1, при сравнении которых могут быть выявлены основные особенности распределения обилия изучавшихся видов по глубине. Объем данных табл. 1.1 в 2,5 раза меньше объема исходных данных, причем с увеличением числа слоев облова этот выигрыш будет увеличиваться. Что же касается неизбежных потерь некоторой части исходной информации, то, как правило, они оказываются небольшими. В этом можно убедиться, рассматривая результаты аппроксимации исходных данных кривыми Пирсона, построенными по данным табл. 1.1 и приведенными на рис. 1.1.

Дополненные сведениями о поверхностной плотности особей и о месте и времени сбора материала, параметры распределения особей по глубине наиболее удобны для хранения в устройствах памяти электронных вычислительных машин. Создание таких хранилищ информации позволит производить оперативный поиск и сортировку накопленных планктонологами данных и может способствовать появлению крупных обобщений экологического характера.

Применение параметрического метода описания вертикального распре-

деления затрудняется тем, что в практику гидробиологических исследований прочно вошли вертикальные ловы планктона по слоям, толщина которых возрастает в направлении от поверхности к дну водоема. Применение этой схемы сбора материала вполне оправдано – более детально изучается зона резких изменений физико-химических и биологических характеристик (Виноградов, 1968). Однако вычисление по таким данным параметров распределения приводит к смещенным оценкам.

В подобных случаях выборочными оценками центральной тенденции распределения могут служить медиана *Me* и мода *Mo*.

В планктонных задачах значение *Mo* может быть приближенно определено как середина слоя, в котором объемная плотность особей максимальна.

При описании вертикального распределения планктона *Me* численно равна глубине, выше и ниже которой обнаружено равное число особей. В планктонологии этот показатель известен с конца прошлого века (Birge, 1895, 1898; Kikuchi, 1930, 1938; Pennak, 1943) и под названием "глубина 50%-ного уровня" широко применяется в трудах многих планктонологов (Moore et al. 1953; Воронина, 1975).

Если центральная тенденция изучаемого распределения характеризуется значением медианы, то рассеяние можно оценить значением межквартильного интервала, т.е. разностью 3-й ("глубина 75%-ного уровня") и 1-й квартили ("глубина 25%-ного уровня"). Понятие межквартильного интервала бытует в планктонологии с конца прошлого века и под названием "ядро популяции" широко используется в работах последних лет (Виноградов, 1968; Воронина, 1974). Медиана и квартили довольно подробно характеризуют скошенные распределения, так как расстояние медианы от середины межквартильного интервала может служить элементарной мерой асимметрии.

Для нахождения значений медианы и квартилей может быть применен графический метод (Гейнрих и др., 1980). Число организмов в каждом обловленном слое выражают в процентах от общего числа особей изучаемой группы в столбе воды от поверхности до дна. На график с осями "глубина" и "процент общей численности" наносят точки, соответствующие проценту особей, накопленному от поверхности до нижней границы каждого слоя облова. По полученным точкам от руки проводят плавную кривую *S*-образной формы, по которой и находят значения глубины, соответствующие 25, 50 и 75% общей численности.

Существенным недостатком графического метода является известный субъективизм при проведении "на глаз" аппроксимирующих кривых сложной формы. Поэтому разработка более объективных и универсальных методов анализа эмпирических данных представляется задачей существенной важности. Ее решение возможно в рамках некоторой гипотезы относительно вида функции распределения особей по глубине (Рудяков, 1982а).

Рассмотрим интегральную форму распределения числа особей по глубине, исследуя изменение числа особей в слое от поверхности до глубины z при изменении z (т.е. зависимость накопленного числа особей от глубины нижней границы слоя облова). Условимся называть частотами относительные частоты, т.е. число особей в данном слое, деленное на общее число особей в столбе воды.

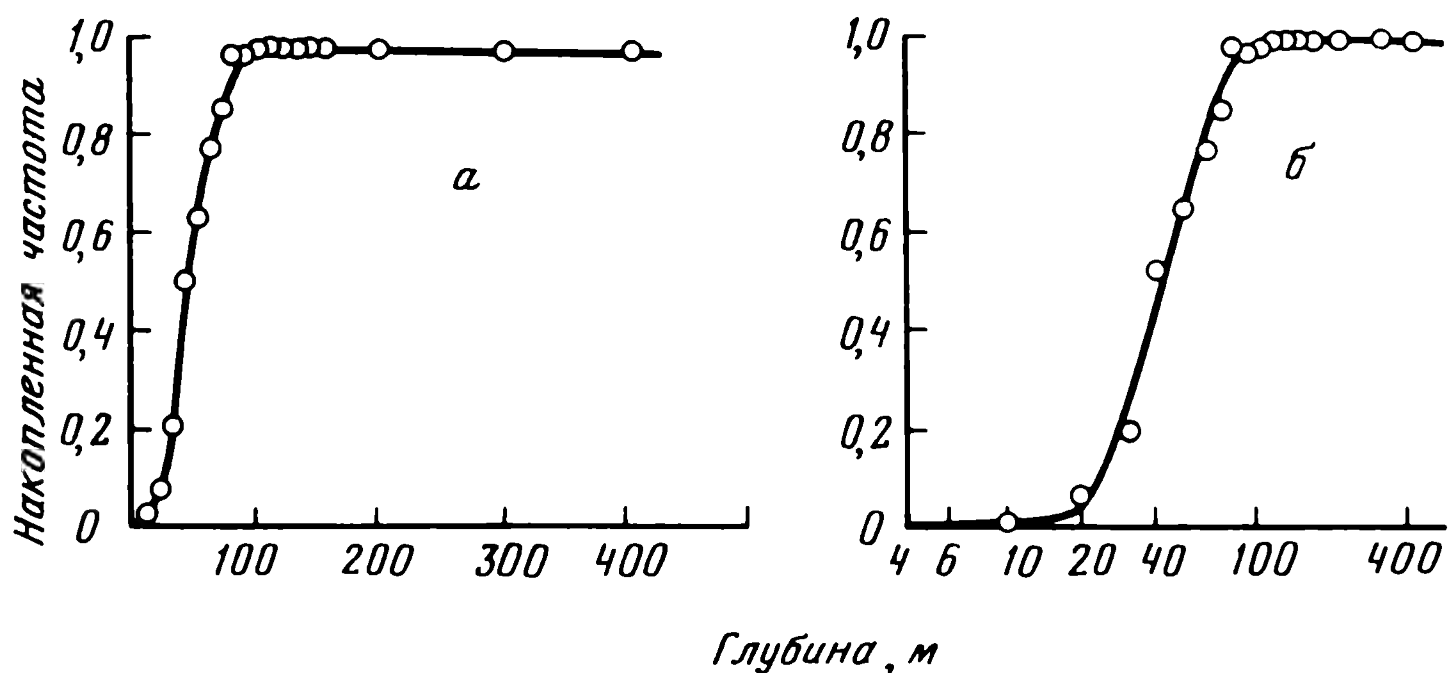


Рис. 1.2. Изменение накопленной частоты вертикального распределения самок Acartia negligens до (*а*) и после (*б*) логарифмического преобразования оси глубины (Рудяков, 1982а)

Как показал статистический анализ эмпирических данных (Рудяков, 1979а), результаты которого будут рассматриваться в следующем разделе, наиболее часто встречаются распределения с положительной асимметрией, т.е. имеющие длинный хвост, вытянутый в направлении дна. График накопленных частот такого распределения несимметричен – крутизна верхней и нижней его ветвей неодинакова. В качестве примера на рис. 1.2, *а* приведена кривая накопленных частот вертикального распределения самок Acartia negligens в июле 1971 г. в полдень в точке с координатами 13° с.ш., 140° в.д. (Тимонин, 1975). После логарифмического преобразования шкалы глубины (рис. 1.2, *б*) кривая становится вполне симметричной и, по-видимому, может быть удовлетворительно описана функций интеграла нормального распределения вероятностей.

Распределение, которое приводится к нормальному путем логарифмирования значений переменной, называется лог-нормальным. Если гипотеза лог-нормальности вертикального распределения справедлива в отношении широкого круга пелагических организмов, то для оценки средней глубины обитания и рассеяния особей по глубине могут быть использованы методы статистической обработки результатов биологических испытаний ядов и лекарственных препаратов – пробит- и логит-анализ (Ван дер Варден, 1960). Знакомство с ними разумно начать с логит-анализа, применение которого не требует специальных таблиц или солидной вычислительной техники – все расчеты можно выполнить на калькуляторе, логарифмической линейке или по таблицам логарифмов.

Логит-анализ состоит в аппроксимации кривой накопленных частот логистической функцией, которая в терминах решаемой задачи задается формулой

$$P(z) = \frac{1}{1 + \exp(\alpha + \beta x)}, \qquad (1.1)$$

где $P(z)$ – теоретическая частота в слое от поверхности до глубины z, $x = \ln z$, α и β – параметры линейного уравнения регрессии, связывающего y (определенным образом преобразованные значения эмпирической на-

копленной частоты p) с x. Преобразование проводится по формуле

$$y = \ln \left(\frac{1}{p} - 1 \right). \qquad (1.2)$$

По величине углового коэффициента β, определяющего наклон линии регрессии, можно судить о величине среднего квадратического отклонения $\sigma_{\ln}$ соответствующего нормального распределения (Johnson, Leone, 1977):

$$\sigma_{\ln} \beta \approx -1{,}8. \qquad (1.3)$$

В связи с высокой степенью сходства логистического и нормального распределения вероятностей (Оуэн, 1966) при лог-нормальном распределении частот регрессия y по x линейна, и это обстоятельство может служить критерием для проверки справедливости гипотезы лог-нормальности вертикального распределения.

На рис. 1.3 приведены группы точек с координатами (x, y), представляющие вертикальное распределение некоторых форм полярного зоопланкто-

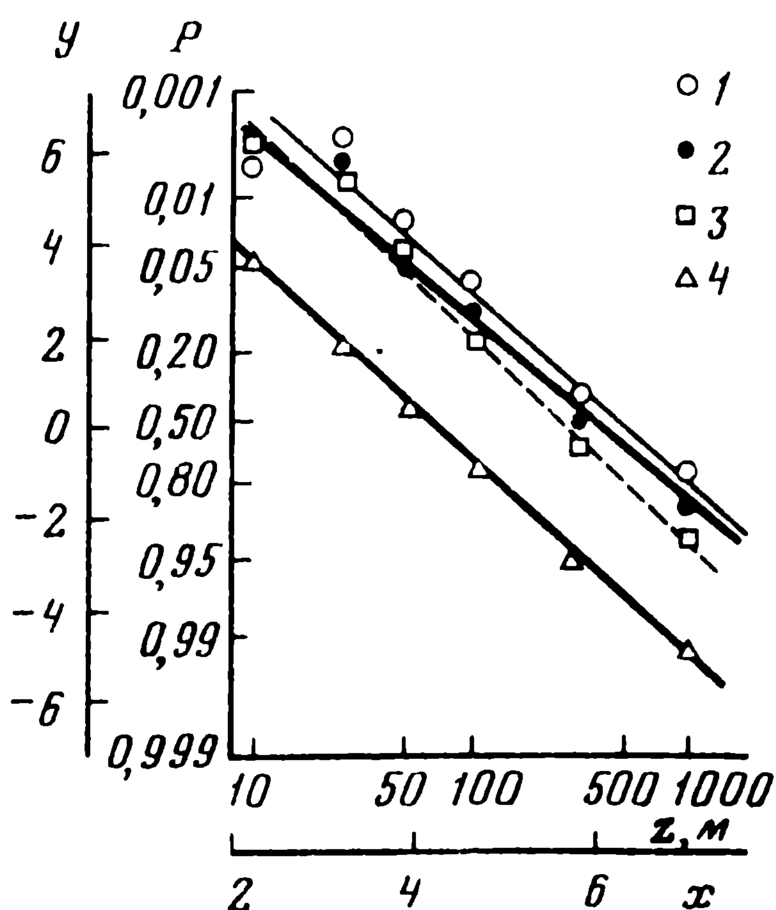


Рис. 1.3. Накопленная частота (p) и результат ее преобразования (y) как функция логарифма глубины нижней границы слоя облова ($x = \ln z$) для некоторых форм арктического планктона (Рудяков, 1982а)

1 – Calanus hyperboreus ♀; *2* – Microcalanus pygmaeus ♀; *3* – Sagitta elegans; *4* – Metridia longa ♀

на по данным К.А. Бродского и М.М. Никитина (1955). Отклонения эмпирических точек от аппроксимирующих прямых невелики и явно незакономерны. Такой же результат получен для других наиболее часто встречающихся форм зоопланктона Полярного бассейна, а также для самок Acartia negligens в тропиках (Рудяков, 1982а). Эти факты доказывают пригодность лог-нормальной модели для описания вертикального распределения и, следовательно, возможность применения пробит- и логит-анализа для обработки данных.

Параметры уравнения (1.1) или проведенная "на глаз" при графическом способе анализа аппроксимирующая прямая представляют собой наиболее существенную часть информации о вертикальном распределении и могут быть использованы для интерполяции. В частности, средняя геометрическая глубина обитания, совпадающая по смыслу с медианой или известным понятием "глубины 50%-ного уровня", равна

$$Me = \exp(-\alpha/\beta), \qquad (1.4)$$

Таблица 1.2

Подготовка данных для оценки параметров уравнения регресси $y = \alpha + \beta x$, описывающего вертикальное распределение самок C. hyperboreus (Рудяков, 1982а)

Границы слоя облова, м	Число особей в слое (сумма 6 проб), n	Накопленное число особей, n	Логарифм нижней границы слоя облова, x	$y = \ln\left(\frac{178}{n^{\iota}} - 1\right)$
0–10	0	0	–	–
10–25	1	1	3,22	5,18
25–50	3	4	3,91	3,77
50–100	13	17	4,61	2,25
100–300	59	76	5,70	0,29
300–1000	64	140	6,91	–1,30
1000–дно	38	178	–	–

а графически определяется как абсцисса точки пересечения аппроксимирующей прямой и прямой $y = 0$.

Для показа техники вычислений в табл. 1.2 приведен ход подготовки данных для оценки регрессии, описывающей вертикальное распределение самок Calanus hyperboreus с октября 1950 г. по апрель 1951 г. на дрейфующей станции СП-2 (Бродский, Никитин, 1955). Пользуясь обычными способами вычисления регрессии (Снедекор, 1961), по данным табл. 1.2 было получено уравнение $y = 10{,}66 - 1{,}77x$. Ошибка коэффициента регрессии равна 0,10, и 5%-ный доверительный интервал при трех степенях свободы простирается от $-2{,}09$ до $-1{,}45$. Широта этого интервала дает представление о точности определения характера вертикального распределения по данным одной или даже, как в рассматриваемом случае, шести серий вертикальных ловов и доказывает необходимость многократного повторения ловов для получения более надежных сведений.

Итак, гипотеза лог-нормального распределения особей по глубине оказалась справедливой в отношении ряда форм зоопланктона. Основанный на ней метод статистической обработки данных состоит в простых вычислениях и может быть применен при любой протяженности слоев облова. Возможность спрямления кривой накопленных частот не только упрощает решение задачи интерполяции, но и позволяет применить для сравнения вертикальных распределений и вычисления обобщенных параметров метод ковариационного анализа (Снедекор, 1961).

Факт лог-нормального распределения организмов по глубине позволяет существенно упростить статистическую обработку данных, полученных вертикальными ловами с замыканием по слоям, глубина нижней границы которых возрастает при переходе от слоя к слою в некоторое постоянное число раз. В этом случае логарифмы глубины оказываются равноотстоящими, и после логарифмической трансформации значений глубины такие данные могут быть обработаны обычными методами вычисления параметров. Так называемая стандартная схема ловов, принятая в Институте океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР (Виноградов, 1968), почти в точности удовлетворяет указанному требованию, а имеющиеся несоответствия невелики и едва ли могут привести к заметному смещению оценок.

1.1.2. Обработка данных, полученных ловами без замыкания

Метод косвенного измерения, который обычно называют методом ступенчатых ловов, не завоевал признания планктонологов по трем основным причинам.

Во-первых, тотальная обработка полученных проб оказывается более трудоемкой, чем материалов, полученных ловами с замыканием.

Во-вторых, при увеличении толщины облавливаемого слоя возрастает опасность засорения сети и, следовательно, снижения ее фильтрационной способности.

В-третьих, при составлении ряда разностей с целью построения распределения по глубине некоторые из них оказываются отрицательными.

Вместе с тем метод ступенчатых ловов обладает рядом несомненных достоинств, обусловленных простотой и безотказностью необходимого оборудования. Известно, что обычно применяемые механические замыкатели иногда при хорошей погоде и довольно часто при волнении срабатывают до прихода посыльного груза, в большинстве таких случаев еще при спуске сети. Даже при своевременном срабатывании замыкателя сеть иногда закрывается столь неудачно, что при дальнейшем ее подъеме сохраняется возможность прилова. Такие неполадки ведут к перерасходу экспедиционного времени, но могут привести и к грубейшим ошибкам, если останутся незамеченными. Кроме того, фактическая глубина замыкания, как правило, отличается от желаемой в связи с непредсказуемыми изменениями угла наклона троса, скорости вращения барабана лебедки и скорости дрейфа судна. Ошибка определения глубины замыкания может быть весьма значительной. Об этом свидетельствуют результаты испытаний электромагнитного замыкателя "Мурена" (Флинт и др., 1978), идею которого можно считать максимально возможным приближением к идеалу, достижимому при вертикальном облове. Однако замыкатель такой конструкции очень дорог и может быть применен только в условиях хорошо оснащенного научно-исследовательского судна с мощной кабельной лебедкой.

В свете приведенных сведений некоторые преимущества ступенчатых ловов становятся очевидными, если цель работы состоит не в определении глубины поимки каждой особи, а в изучении характеристик вертикального распределения всего множества особей, к которому она относится.

Специально проведенное исследование (Кособокова и др., 1980) показало, что серия ловов без замыкания дает верное представление о глубине обитания пелагических животных, а при условии применения крупноячеистых сетей этот метод позволяет получить несмещенные оценки не только глубины обитания, но и обилия пелагических организмов, и его можно рекомендовать для использования при отсутствии оборудования для проведения ловов с замыканием или при его недостаточной надежности.

Тот факт, что при составлении ряда разностей непосредственно по данным серии ступенчатых ловов некоторые из них оказываются отрицательными, никак не может опорочить саму идею косвенных измерений. Отрицательные разности должны рассматриваться как полезное напоминание исследователю о величине ошибки, которой отягощены результаты его

измерений. Планктонологам известно, что ошибка одного лова может достигать 100% и более, но при ловах с замыканием без повторений ошибка никогда не проявляется в явной форме, и оптимизм исследователя часто приводит его к неоправданным попыткам выдать полученные в результате единственной серии ловов результаты за точное отражение объективной реальности (Shulenberger, 1978).

При использовании электронной вычислительной техники после логарифмирования значений глубины к эмпирическим данным можно непосредственно подбирать параметры логистической функции или интегральной функции нормального распределения, руководствуясь принципом минимума суммы квадратов отклонений вычисленных значений от фактических. Но для широкого использования можно рекомендовать графический метод, состоящий в построении зависимости числа особей в пробе от глубины начала подъема сети. Так как численность планктона в повторяющихся ловах обычно имеет лог-нормальное распределение (Cassie, 1968), то шкалу численности естественно взять логарифмической, откладывая на ней

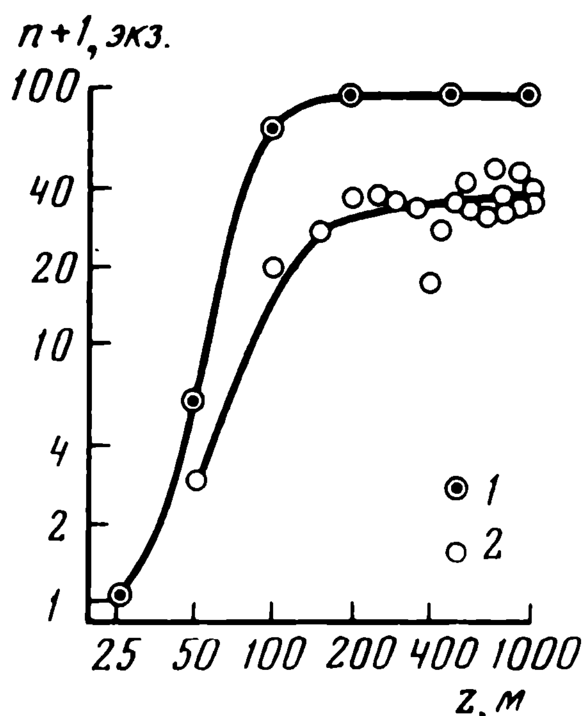


Рис. 1.4. Изменение численности самок Calanus glacialis (n) в слое от поверхности до глубины z (Кособокова и др., 1980)

1 – серия ловов с замыканием; *2* – серия ловов без замыкания

значения $n+1$, где n – число особей. Что касается шкалы глубины, то ее также удобнее взять логарифмической, так как в соответствии с содержанием раздела 1.2 вертикальное распределение пелагических организмов обычно имеет положительную асимметрию. Проведя по экспериментальным точкам плавную кривую S-образной формы, можно оценить численность в слое облова и глубину, соответствующую половине оценки численности, т.е. медиану.

В качестве примера на рис. 1.4 приведена обработка данных по вертикальному распределению самок Calanus glacialis. Для ловов с замыканием численность равна 91 экз. и медиана равна глубине, выше и ниже которой встречено 45,5 экз., т.е. приблизительно 80 м. По данным ступенчатых ловов, численность приблизительно равна 37 экз. и медиана – около 100 м. Если цель исследования состоит в построении вертикального распределения, то численность в слоях 0–50, 50–100, 100–150 м и т.д. оценивается разностями снятых с графика выравненных значений интеграла функции распределения.

Применяя метод ступенчатых ловов, необходимо считаться с увеличением стоимости таксономической обработки полученного материала. Однако эти затраты не напрасны, в чем можно убедиться, рассматривая рис. 1.4.

Практически изучаемые животные населяют только слой 0–200 м, поэтому все значения численности, полученные тотальными ловами с глубины 200 м и более, можно рассматривать в отношении особей этой группы как результаты повторных измерений. В данном случае имеется 17 таких результатов, и их среднее значение (приблизительно равное значению численности, полученному ранее графически), безусловно, имеет более узкий доверительный интервал, чем единственная оценка, полученная по данным серии ловов с замыканием. Кроме того, результаты этих 17 измерений содержат информацию относительно характера пространственного размещения особей. По-видимому, полученные сведения в значительной мере оправдывают высокую стоимость обработки ступенчатых ловов. Вообще говоря, выбор соотношения стоимости и точности исследования в значительной мере определяется важностью поставленной задачи. Поэтому в некоторых случаях необходимая точность может быть достигнута при обработке лишь некоторой доли объема пробы, тем более что возникающая при этом ошибка меньше ошибки параллельных ловов (Рудяков, 1971б).

Разумеется, несколько серий ловов с замыканием дадут более ценную информацию относительно воспроизводимости результатов измерений и закономерностей размещения организмов в пространстве. Однако продолжительность одного лова с замыканием и без замыкания приблизительно одинакова. Поэтому увеличение числа серий ловов с замыканием требует пропорционального увеличения затрат времени на сбор материала.

В заключение методического раздела 1.1 необходимо остановиться на количественных соотношениях введенных параметров.

Если в логарифмической шкале глубины вертикальное распределение особей нормально и имеет математическое ожидание $M = \ln Me$ и дисперсию $D = \sigma^2_{\ln}$, то параметры вертикального распределения в реальной шкале глубины определяются следующими уравнениями (Johnson, Leone, 1977):

$$\bar{z} = \exp(M + D/2). \quad (1.5)$$

$$\sigma^2 = \exp(2M + D)\ (\exp D - 1) = \bar{z}^2\ (\exp D - 1). \quad (1.6)$$

$$As = (\exp D - 1)^{0,5}\ (\exp D + 2). \quad (1.7)$$

$$Ex = \exp(4D) + 2\exp(3D) + 3\exp(2D) - 6. \quad (1.8)$$

Мода вертикального распределения (глубина максимальной объемной плотности) определяется по формуле

$$Mo = \exp(M - D). \quad (1.9)$$

Из уравнения логистической кривой (1.1) получаем удобные формулы для некоторых важных вычислений.

Нижняя граница слоя, в котором обитает доля особей P, вычисляется по формуле

$$z = Me\left(\frac{1}{P} - 1\right)^{1/\beta} \quad (1.10)$$

Средняя объемная плотность n_z в интервале глубин $\Delta z = z_2 - z_1$ вычисляется по формуле

$$n_z = \frac{N}{\Delta z} [P(z_2) - P(z_1)], \qquad (1.11)$$

где N – поверхностная плотность и функция $P(z)$ определяется по формуле (1.1) или после элементарных преобразований – по более удобной формуле

$$P(z) = \frac{1}{1 + (z/Me)^{\beta}} \; . \qquad (1.12)$$

1.2. СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЭМПИРИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Соображения относительно преобладающей формы вертикального распределения отдельных видов, имеющиеся у каждого планктонолога, в значительной мере интуитивны, так как форму распределений характеризовали либо приведением фактических данных об обилии на разной глубине, либо путем словесного описания. Данные такого рода малопригодны для обобщений. Описанные в разделе 1.1 методы формализованного описания особенностей распределения открывают возможности для статистического анализа имеющегося материала.

Исследование общих закономерностей вертикального распределения отдельных видов выполнено в два этапа. На первом этапе были проанализированы сведения о вертикальном распределении животных, населяющих слой от поверхности до глубины 950 м (раздел 1.2.1). Полученные результаты позволили обосновать применение логит-анализа, необходимого для исследования вертикального распределения во всей водной толще (раздел 1.2.2). В разделе 1.2.3 будут рассмотрены возможности изучения тонкой структуры вертикального распределения.

1.2.1. Вертикальное распределение в пределах слоя 0–950 м

Основой исследования послужили данные о вертикальном распределении пелагической фауны вблизи о-ва Фуэртевентура (Канарские острова), полученные в рейсе SOND судна "Дискавери" в сентябре–декабре 1965 г. (Angel, 1969; Badcock, 1970; Baker, 1970; Foxton, 1970a, b; Roe, 1972; Thurston, 1976a, b). Было взято две серии ловов (днем и ночью) с охватом глубин от 40 до 960 м с интервалами около 50 м. Применялись два орудия лова: горизонтально буксируемая сеть N113 и трал Айзекса–Кидда. Несмотря на некоторые недостатки (Рудяков, Цейтлин, 1976), этот материал дает уникальную возможность исследования вертикального распределения большого числа видов, так как определение таксономической принадлежности животных большинства групп выполнено до вида, и результаты лабораторной обработки приведены в соответствующих публикациях в доступной для исследования форме, а именно в виде таблиц.

Для описания вертикального распределения животных в определенное время суток использован набор из пяти параметров: численность (сумма

числа особей во всех ловах данной серии); средняя глубина обитания $\bar{z}$; стандартное отклонение распределения по глубине σ; асимметрия As и эксцесс Ex.

Изучалось распределение видов, представленных и в дневной и в ночной сериях ловов. Из видов, удовлетворяющих этому условию, были исключены те, все особи которых в дневной и (или) ночной серии обнаружены только в одном лове, так как дисперсия такого распределения равна нулю. Из оставшихся видов для вычисления оценок асимметрии и эксцесса использованы те, у которых на глубине 950 м (предельная глубина ловов) обнаружено не более 10% особей от их числа на глубине максимального обилия. Иными словами, при изучении As и Ex из рассмотрения были исключены виды, вертикальное распределение которых могло быть значительно искажено в результате отсечения части популяции, обитающей глубже 950 м.

При вычислении обобщенных параметров распределения все животные были разделены на семь групп: 1) копеподы каляноиды, 2) остракоды, 3) амфиподы, 4) эвфаузииды, 5) декаподы, 6) миктофиды, 7) гоностоматиды + стерноптихиды.

После вычисления параметров распределения для отдельных видов в пределах каждой выделенной систематической группы проводили изучение суточных изменений параметров и исследование зависимости формы распределения от средней глубины обитания раздельно для темного и светлого времени суток. Для этого изучали зависимость σ, As и Ex от $\bar{z}$. Эту связь аппроксимировали полиномом четвертой степени $y = a + b\bar{z} + c\bar{z}^2 + d\bar{z}^3 + e\bar{z}^4$ при изучении σ и функцией $\ln(y + 3) = a + b \cdot \ln \bar{z}$ при изучении As и Ex ($\bar{z}$ – средняя глубина обитания, y – изучаемый параметр). В окончательное уравнение регрессии были включены только члены с коэффициентами, значимо отличными от нуля по t-критерию при вероятности менее 0,01. Этот же уровень значимости принят для оценки других эффектов или различий. Для расчетов была применена система статистической обработки данных ЭВМ *HP*-3000.

Разброс значений среднего квадратического отклонения отдельных видов в пределах каждой группы весьма значителен (рис. 1.5). На рис. 1.6 можно видеть характер изменения этого параметра для копепод, остракод и амфипод. Данные по декаподам и миктофидам свидетельствуют о снижении σ на глубине более 500 м. Для прочих групп изменения σ с глубиной оказались несущественными при избранном уровне значимости. Из приведенных данных следует, что с увеличением средней глубины обитания от 50 до 400 м стандартное отклонение увеличивается приблизительно от 70 до 220 м. Дальнейшее уменьшение σ едва ли соответствует действительности, так как связано с увеличением доли видов, распределение которых выходит за пределы изученного слоя.

Несмотря на значительный разброс значений As у разных видов, общая тенденция изменения As при увеличении глубины обитания очевидна: резкое снижение высоких положительных значений в интервале глубин от 50 до 300 м и менее заметное на большей глубине (рис. 1.7). Эта закономерность выявлена при анализе распределения животных всех групп.

Высокие положительные значения Ex встречаются в основном у видов со средней глубиной обитания менее 200 м. Глубже обитающие виды харак-

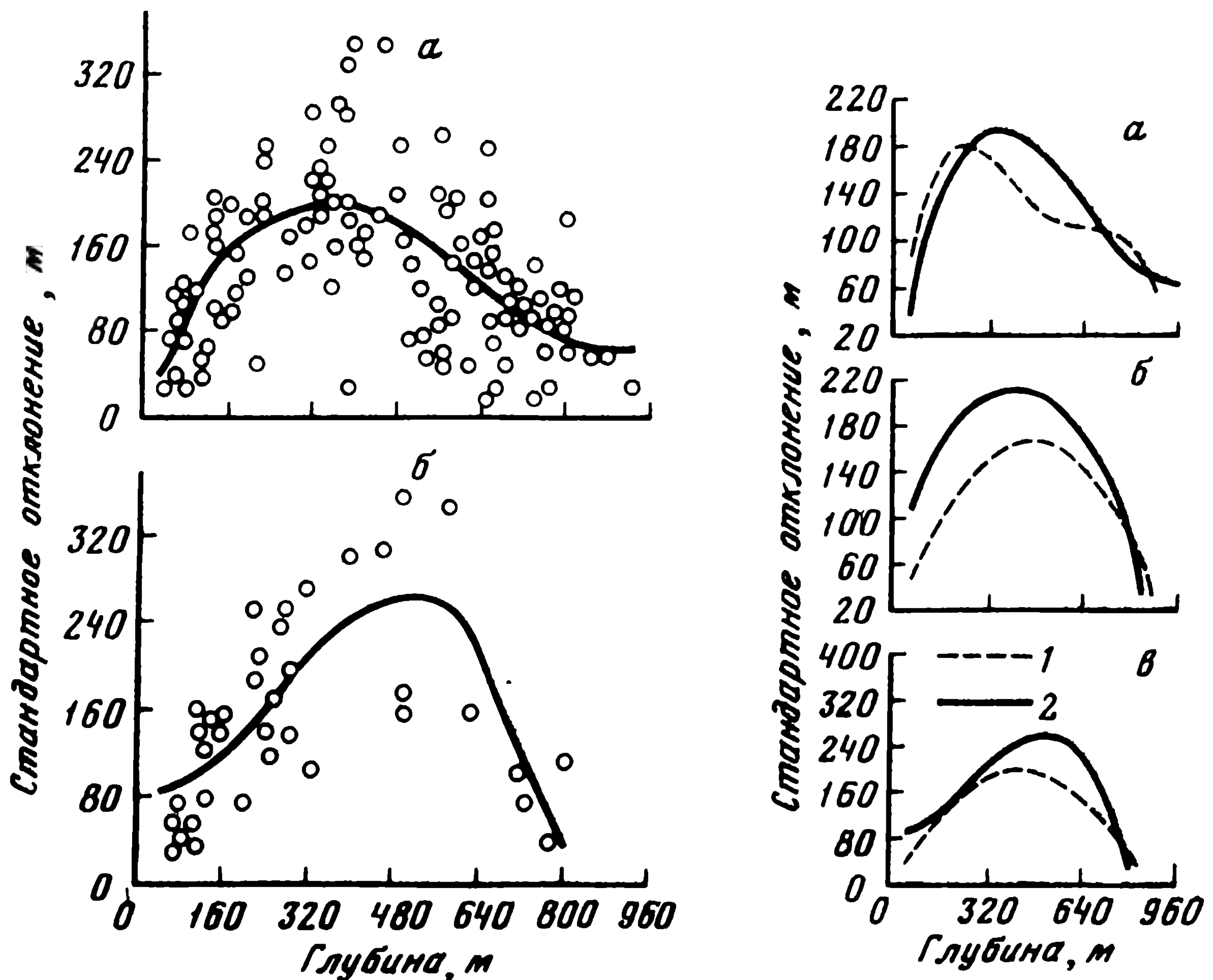


Рис. 1.5. Стандартное отклонение ночного вертикального распределения отдельных видов как функция средней глубины их обитания (Рудяков, 1979а)

а – копеподы; *б* – амфиподы

Рис. 1.6 Изменение стандартного отклонения вертикального распределения со средней глубиной обитания днем (*1*) и ночью (*2*) (Рудяков, 1979а)

а – копеподы; *б* – остракоды; *в* – амфиподы

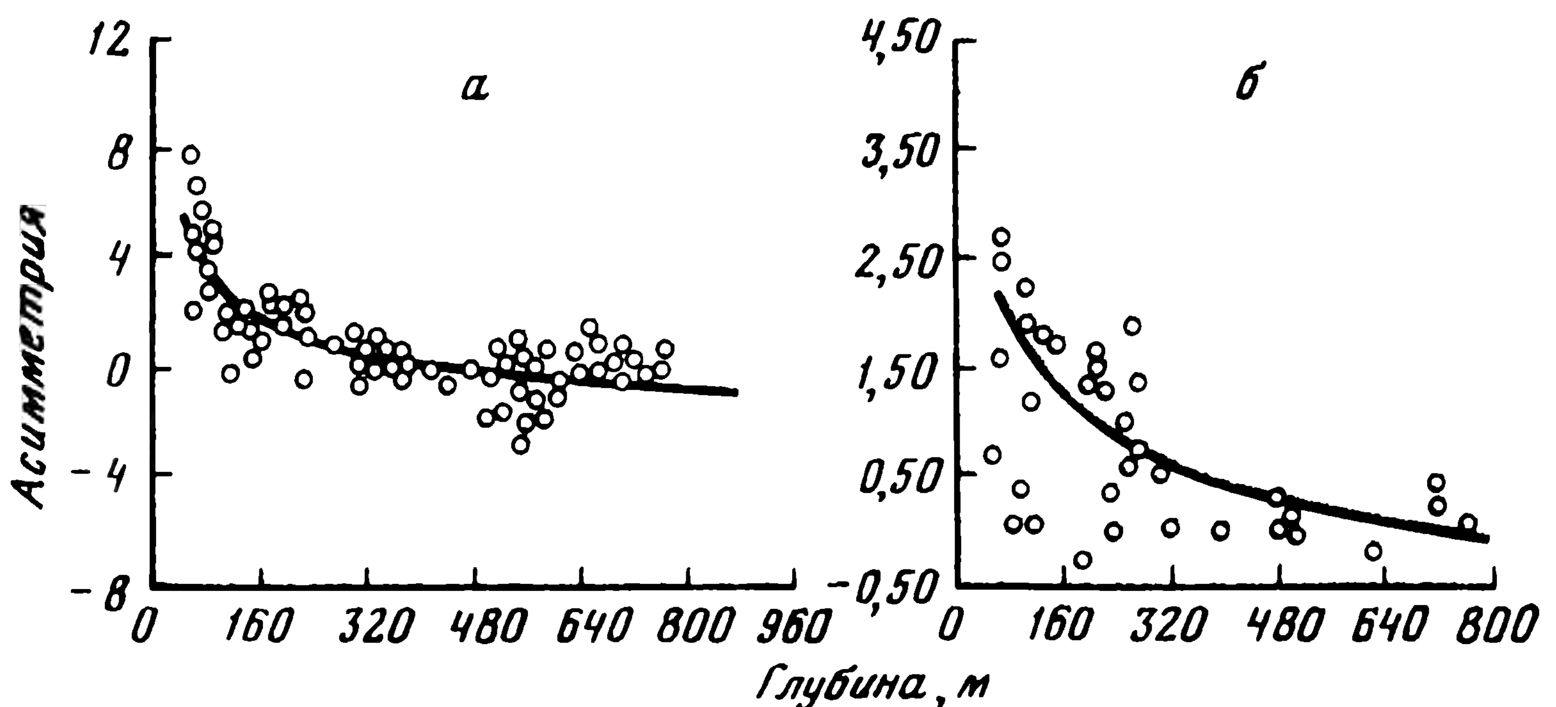


Рис. 1.7 Изменение асимметрии вертикального распределения со средней глубиной обитания ночью (Рудяков, 1979а)

а – копеподы; *б* – амфиподы

Таблица 1.3

Усредненные разности дневного и ночного значений параметров вертикального распределения (n_1 – число видов, послуживших основой для вычисления значений N, $\bar{z}$ и σ, n_2 – то же для As и Ex) (Рудяков, 1979а)

Группа	n_1	n_2	dN, экз.	$d\bar{z}$, м	$d\sigma$, м	dAs	dEx
Copepoda	124	82	305	75	–17	0,26	5,25
Ostracoda	36	20	103	25	–48	1,43	31,47
Amphipoda	39	36	18	17	–32	–0,05	0,41
Euphausiacea	22	20	71	95	–21	–0,12	2,32
Decapoda	18	7	–32	292	–113	–0,33	0,61
Myctophidae	16	11	–6	330	–110	0,30	1,09
Gonostomatidae + + Sternoptychidae	12	5	62	35	32	0,10	–0,46

Примечание. Одной, двумя и тремя чертами отмечены разности, отличные от нуля при вероятностях 0,05, 0,01 и 0,001 соответственно.

теризуются значениями эксцесса, близкими к нулю. Такие изменения этого параметра оказались несущественными только у рыб.

Перейдем к изложению результатов исследования суточных изменений формы распределения. Для каждого параметра вертикального распределения можно образовать распределение разностей его значений по данным дневной и ночной серий в пределах данной систематической группы. Средняя полученного распределения служит характеристикой общей тенденции суточных изменений параметров, а стандартное отклонение позволяет судить о значимости этих изменений (табл. 1.3).

Разности значений N свидетельствуют об уменьшении в ночное время обилия всех групп, кроме декапод и миктофид. На этот факт обращали внимание авторы статей, посвященных результатам экспедиции, и можно присоединиться к их мнению, что он объясняется подъемом части особей в поверхностный 50-метровый слой, не охваченный наблюдениями. Отрицательные разности у миктофид и декапод могут быть доказательством ухода части особей этих групп глубже 950 м в дневное время. Это наблюдение представляет особый интерес, так как факты суточных вертикальных перемещений на глубине порядка 1000 м и более весьма немногочисленны (Longhurst, 1976a).

Разности значений $\bar{z}$ представляют собой оценки размаха суточных вертикальных миграций и будут подробно обсуждаться в главе 4.

Разности значений σ говорят об увеличении рассеяния особей по глубине в ночное время во всех группах, кроме рыб из группы гоностоматид и стерноптихид. Эта закономерность не соответствует результатам наблюдений за миграциями отдельных видов (Рудяков, 1971а; Тимонин, 1975) и может объясняться тем, что в результате миграции вниз существенная часть популяции оказывается не охваченной наблюдениями в светлое время суток.

Разности дневных и ночных значений As и Ex нельзя считать значимо отличными от нуля.

В результате проведенного исследования можно утверждать, что при увеличении глубины обитания от 50 до 400–500 м наблюдается увеличе-

ние стандартного отклонения при снижении асимметрии и эксцесса. Положительная асимметрия большинства видов послужила одним из доводов в пользу справедливости гипотезы лог-нормального распределения особей по глубине. Однако пригодность использованного материала для установления количественных соотношений параметров распределения оказывается неопределенной, так как неизвестно, в какой степени влияют на оценки параметров принятые в экспедиции SOND ограничения глубины ловов (50 и 950 м).

1.2.2. Вертикальное распределение во всей водной толще

Вертикальное распределение планктона в диапазоне глубин порядка нескольких тысяч метров всегда исследуется обловом слоев, толщина которых возрастает в направлении дна. Поэтому для статистической обработки данных такого рода был применен метод логит-анализа (см. раздел 1.1.1). Материалом послужили собственные данные о вертикальном распределении пелагических остракод до глубины 8500 м в глубоководных впадинах западной части Тихого океана (станции НИС "Витязь" 3686, 3689, 3804, 3810, 3824, 3829, 3876), а также аналогичные сведения о копеподах до глубины 3000–4000 м на ст. Т-1 в районе Куросио (Рудяков, 1982б, по данным Furuhashi, 1966) и в Центральном арктическом бассейне на станции СП-2 в зимнее время (Рудяков, 1982а, по: Бродский, Никитин, 1955).

Параметры α и β уравнения (1.1) были вычислены для каждой возрастной стадии некоторого вида отдельно для каждой станции. Затем для каждой возрастной стадии составляли таблицу ковариационного анализа регрессий (Снедекор, 1961), полученных на разных станциях, и после суммирования степеней свободы и квадратов центральных отклонений вычисляли средневзвешенные значения параметров.

Результаты вычислений коэффициента β, его вероятной ошибки s_β и медианы *Me* вертикального распределения взрослых особей по формуле (1.4) приведены в табл. 1.4–1.6. В качестве дополнительного материала были использованы содержащиеся в табл. 1.7 параметры вертикального распределения Cypridina sinuosa (собственные данные), а также Pyrocystis pseudonoctiluca, Acartia negligens и двух видов копепод сем. Euchaetidae, исходные данные о вертикальном распределении которых были любезно предоставлены в мое распоряжение И.Н. Сухановой, А.Г. Тимониным и М.В. Гептнером соответственно.

На рис. 1.8 приведены имеющиеся данные о связи β и *Me* у взрослых особей. Рассматривая тропических остракод, копепод зоны Куросио и зоопланктон Полярного бассейна отдельно, получаем следующие уравнения регрессии:
для остракод

$$\beta = -1{,}2344 - (0{,}00262 \pm 0{,}00126)\,Me; \qquad (1.13)$$

для зоны Куросио

$$\beta = -0{,}7260 - (0{,}00586 \pm 0{,}00074)\,Me; \qquad (1.14)$$

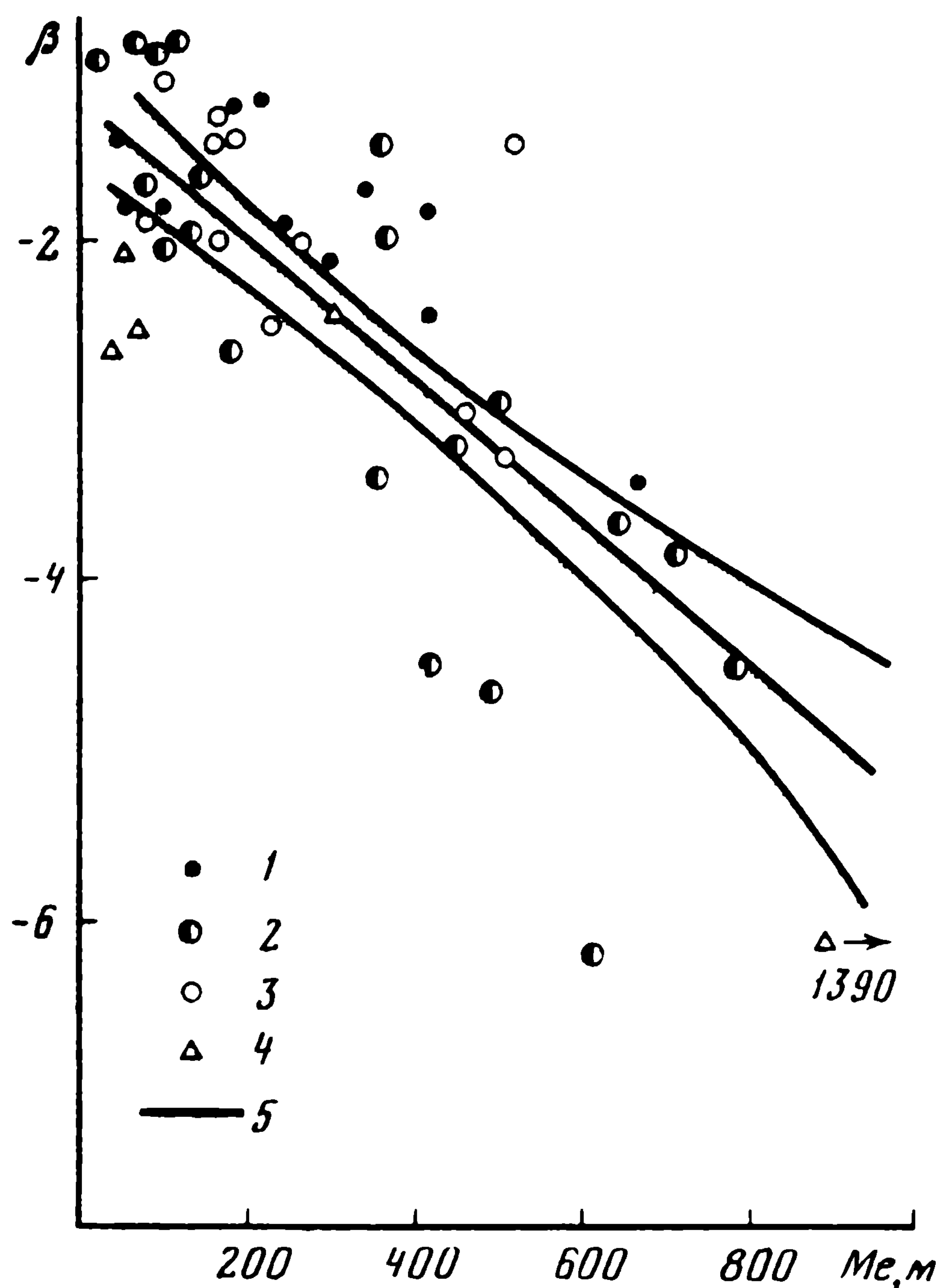


Рис. 1.8. Зависимость коэффициента β от медианы вертикального распределения *Me* взрослых особей

1 – копеподы станции СП-2 (Рудяков, 1982а); *2* – копеподы станции Т-1 (Рудяков, 1982б); *3* – пелагические остракоды (Рудяков, 1982б); *4* – данные табл. 1.7; *5* – регрессия $\beta = -1{,}163-0{,}0041 \cdot Me$ и ее 5%-ная доверительная зона.

для Полярного бассейна

$$\beta = -1{,}5546 - (0{,}00178 \pm 0{,}00115)\,Me. \qquad (1.15)$$

Ковариационный анализ этих регрессий (табл. 1.8) показывает, что между тремя коэффициентами регрессии имеются различия, существенные при уровне значимости 0,05, так как средний квадрат, измеряющий различие "между коэффициентами регрессии" превышает средний квадрат "внутри выборок" в 4,87 раза.

Таким образом, законы рассеяния пелагических организмов по глубине оказываются существенно различными в разных районах океана.

С целью получения общего представления о связи β и *Me* объединим данные табл. 1.4.–1.7. Коэффициент корреляции равен –0,781. Соответствующее уравнение регрессии имеет вид

$$\beta = -1{,}163-0{,}0041\,Me. \qquad (1.16)$$

Ошибка коэффициента при *Me* равна 0,00048 при числе степеней свободы, равном 48. Линия этой регрессии и ее 5%-ная доверительная зона приведены на рис. 1.8.

Таблица 1.4

Вертикальное распределение пелагических остракод в западной части Тихого океана (*f* – число степеней свободы) (Рудяков, 1982б)

Вид	*f*	*Me*, м	*β*	$s_β$
Halocypris inflata	14	179	−1,297	0,225
Conchoecia bispinosa	8	161	−2,042	0,437
C. curta	13	101	−1,012	0,237
C. daphnoides	1	515	−1,365	0,094
C. elegans	3	164	−1,428	0,326
C. oblonga	7	184	−1,278	0,197
C. parthenoda	1	228	−2,450	0,183
C. procera	4	455	−2,978	0,876
C. rotundata	1	505	−3,260	0,880
C. spinirostris	4	78	−1,862	0,917
C. subarcuata	1	261	−2,027	0,156

Таблица 1.5

Вертикальное распределение копепод в районе Куросио (Рудяков, 1982б)

Вид	*f*	*Me*, м	*β*	$s_β$
Calanus minor	1	20	−0,913	0,317
Rhincalanus nasutus	1	493	−4,595	0,410
Mecynocera clausi	2	99	−1,978	0,130
Clausocalanus arcuicornis	2	347	−3,356	0,575
Spinocalanus abyssalis	2	638	−3,569	0,227
Scolecithricella bradyi	1	364	−1,377	0,682
Metridia venusta	1	613	−6,167	0,906
Pleuromamma xiphias	1	712	−3,819	1,330
P. gracilis	2	417	−4,473	0,569
Lucicutia flavicornis	2	177	−2,586	0,396
Haloptilus longicornis	3	187	−1,315	0,336
Acartia negligens	1	84	−1,593	0,795
Oithona plumifera	3	450	−3,137	0,358
O. setigera	3	372	−1,932	0,478
Oncaea venusta	2	132	−1,923	0,495
O. mediterranea	2	114	−0,842	0,276
O. conifera	3	499	−2,880	0,688
O. ornata	1	950	−7,303	0,664
Conaea gracilis	2	786	−4,453	0,598
Corycaeus speciosus	2	96	−0,806	0,289
C. furcifer	1	141	−1,575	0,031
C. agilis	1	77	−0,872	0,431

Таблица 1.6

Вертикальное распределение некоторых форм зоопланктона Арктического бассейна (Рудяков, 1982а)

Вид	f	Me, м	β	s_β
Calanus finmarchicus	1	100	−3,384	0,680
C. hyperboreus	3	412	−1,775	0,098
Microcalanus pygmaeus	4	343	−1,687	0,119
Metridia longa	4	58	−1,792	0,047
Gaidius tenuispinus	2	219	−1,203	0,195
G. brevispinus	1	305	−2,090	0,437
Scaphocalanus magnus	1	50	−1,395	1,074
S. brevicornis	0	672	−3,423	–
Limacina helicina	4	103	−1,845	0,131
Themisto abyssorum	2	205	−1,181	0,221
Sagitta elegans	4	250	−1,893	0,129
Oikopleura vanhoeffeni	1	424	−2,462	0,084

Таблица 1.7

Параметры вертикального распределения некоторых видов тихоокеанского планктона

Вид	№ станции	f	Me, м	β	s_β
	НИС "Витязь"				
Pyrocystis pseudonoctiluca*	5063, 6490 6493	341	53	−2,005	0,053
Cypridina sinuosa*	6033	11	53	−2,565	0,454
Acartia negligens*	6493	118	27	−2,564	0,120
Pareuchaeta elongata	5610, 5612 5627, 5635	12	295	−2,412	0,331
Pareuchaeta rubra	5603, 5612 5621, 5627, 5635	16	1390	−6,115	0,603

Примечание. Для видов, отмеченных звездочкой, приведены среднесуточные значения параметров.

Таблица 1.8

Ковариационный анализ данных о зависимости β от Me

Источник варьирования	f	Σx^2	Σxy
Полярный бассейн	11	368580	−656, 4405
Зона Куросио	21	1475972	−8643, 7994
Тропические остракоды	10	253783	−665, 2500
Внутри выборок			
Между коэффициентами регрессии			
Общее	42	2098335	−9965, 4899

Из выражений (1.3) и (1.16) получаем эмпирическую формулу, выражающую зависимость σ_{ln} от *Me*:

$$\sigma_{ln} = \frac{1}{0{,}6461 + 0{,}00228Me} \qquad (1.17)$$

В этой формуле ошибка коэффициента при *Me* равна 0,00027.

Рассмотрим некоторые следствия зависимости σ_{ln} от *Me*. А именно, используя формулы (1.5–1.9), рассмотрим зависимости σ, *As*, *Ex*, и *Mo* от $\bar{z}$, которые в логарифмической шкале глубины соответствуют формуле (1.17).

Зависимость σ от $\bar{z}$ приведена на рис. 1.9. Приближенно эта функция может быть описана выражением

$$\sigma = \begin{cases} 19\sqrt{\bar{z}} \text{ при } \bar{z} \leqslant 300 \text{ м} \\ 305 + 2\sqrt{\bar{z}} \text{ при } \bar{z} > 300 \text{ м}. \end{cases} \qquad (1.18)$$

Таким образом, зависимость рассеяния особей по глубине от характерной глубины обитания, давно привлекающая внимание планктонологов (Moore, 1949; Рудяков, 1979а; Гептнер, 1973; Чавтур, 1977), получила количественное выражение.

О характере изменения асимметрии *As* и эксцесса *Ex* при увеличении глубины обитания можно судить по данным табл. 1.9. Косость и крутизна распределения быстро снижаются с увеличением глубины обитания, и при $\bar{z} > 500$ м распределения можно считать приближенно нормальными. Это находит выражение в уменьшении различия значений трех характеристик положения вертикального распределения – моды, медианы и средней арифметической.

Результаты проведенного исследования вполне соответствуют полученным ранее в разделе 1.2.1: несмотря на значительные межвидовые различия, форма вертикального распределения пелагических животных имеет некоторые общие черты и меняется с глубиной обитания вполне закономерно, а именно при увеличении средней глубины обитания наблюдается увеличение стандартного отклонения при снижении асимметрии и эксцесса до значений, близких к нулю. Иными словами, вертикальное распределение глубже живущих видов не имеет резких отклонений от нормального закона, характерных для распределения приповерхностных видов.

Σy^2	Коэффициент регрессии	*f*	Отклонения от регрессии	
			Сумма квадратов	Средний квадрат
6,0598	–0,001781	10	4,8907	0,4891
66,9445	–0,005856	20	16,3234	0,8162
5,3991	–0,002621	9	3,6553	0,4061
		39	24,8694	0,6377
		2	6,2055	3,1028
78,4034		41	31,0749	

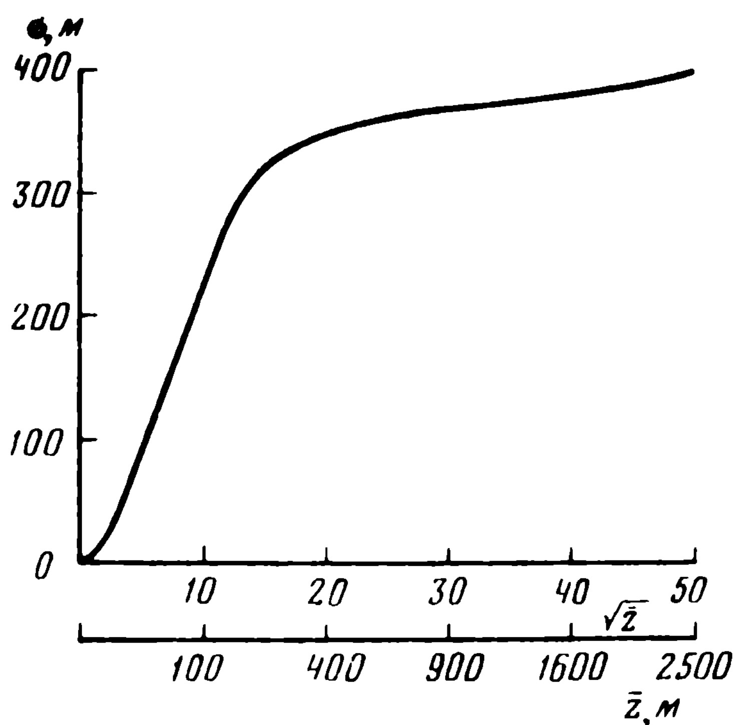


Рис. 1.9. Зависимость стандартного отклонения вертикального распределения от средней глубины обитания, соответствующая формуле (1.17)

Определим диапазон вертикального распределения как толщину слоя, в котором находится 95% особей изучаемой группы. Тогда значения верхней и нижней границы слоя обитания могут быть вычислены по формулам

$$z_{\min} = \exp(\ln Me - 2\sigma_{\ln}), \tag{1.19}$$

$$z_{\max} = \exp(\ln Me + 2\sigma_{\ln}). \tag{1.20}$$

Результаты этих вычислений приведены в двух последних столбцах табл. 1.9. Можно видеть, что диапазон вертикального распределения быстро растет с увеличением глубины обитания, и, следовательно, мнение В.Г. Богорова (1948), что "вся основная масса планктонной фауны состоит из настоящих эврибатных организмов" (с. 50), вполне соответствует действительности. Однако, рассматривая возможные следствия выражения (1.16), необходимо иметь в виду, что коэффициенты этой формулы в числе прочих условий определяются глубиной водоема z_m. При приближении $\bar{z}$ к z_m стандартное отклонение должно уменьшаться. Кроме того, для видов придонной фауны и стадий жизненного цикла, контактирующих с дном водоема, гипотеза лог-нормальности вертикального распределения может оказаться верной лишь после замены измерений глубины измерениями расстояния от дна (Рудяков, 1979а, 1982а), так как распределение

Таблица 1.9

Зависимость параметров вертикального распределения от характерной глубины обитания

Me, м	*Mo*, м	$\bar{z}$, м	*As*	*Ex*	$z_{\min}$	$z_{\max}$
25	3	69	24,5	4298	2	430
50	9	119	16,5	1466	4	693
100	27	193	9,4	325	10	991
200	88	302	4,8	60	33	1230
500	364	582	2,0	8	163	1524
1000	892	1063	1,1	2	506	1986
2000	1926	2036	0,6	0,6	1360	2936
4000	3960	4021	0,3	0,2	3275	4885

особей таких животных по глубине имеет отрицательную асимметрию (Wishner, 1979; Boxshall, Roe, 1980; Grønvik, Hopkins, 1984). Аналогичная особенность вертикального распределения может наблюдаться при резком изменении условий по вертикали, например вблизи границы сероводородной зоны в Черном море (Виноградов, Шушкина, 1982).

1.2.3. Анализ тонкой структуры вертикального распределения популяций

В предыдущих разделах данной главы были изложены возможности аппроксимации, т.е. количественного описания наиболее общих тенденций распределения особей популяции по глубине. Естественно, такое описание поведения результатов измерений в целом (плавная компонента, или тренд) всегда оказывается неполным и приближенным. Но результат каждого измерения можно рассматривать как сумму аппроксимации и остатка, и анализ остатков (неровностей), помимо сведений об адекватности примененной модели описания, может дать весьма ценную информацию относительно мелких подробностей изучаемого явления. Такой подход принят в исследованиях тонкой структуры гидрофизических полей в океане (Федоров, 1976), а в гидробиологии был применен для исследования деталей горизонтального распределения пелагических остракод Cypridina sinuosa (Рудяков, 1971а). Методика этой работы служит иллюстрацией достоинств сочетания регрессионного и дисперсионного видов анализа гидробиологических данных и может быть использована для решения задач вертикального распределения пелагических организмов.

Изменения во времени логарифмов численности выделенных групп особей в слое 0–300 м представлены на рис. 1.10, где размер особей дан в числе делений окулярного микрометра. Сравнивая экспериментальные кривые, можно убедиться, что наряду с некоторыми общими чертами им присущи и характерные особенности. Для более четкого анализа изменений численности был использован подбор аппроксимирующих парабол возрастающей степени по методу ортогональных полиномов Чебышева (Снедекор, 1961).

На первой стадии анализа общая сумма квадратов центральных отклонений была разделена на четыре части, относящиеся к выделенным размерным "группам", моментам "времени", их "взаимодействию" и к экспериментальной "ошибке" Затем из сумм квадратов, относящихся ко "времени" и "взаимодействию", были последовательно выделены части, относящиеся к параболической регрессии все возрастающей степени до тех пор, пока средний квадрат "остатка" от "взаимодействия" не стал сопоставим со средним квадратом "ошибки". Это произошло (табл. 1.10) после аппроксимации экспериментальных данных полиномом 4-й степени. Таким образом, парабола четвертой степени в наилучшей мере характеризует различия в трендах изменения численности выделенных размерных групп. Однако существенность "взаимодействия 4-й степени" невелика, а "4-я степень времени" совершенно несущественна. Поэтому для аппроксимации эмпирических данных было решено ограничиться полиномом 3-й степени.

Из рис. 1.10 следует, что по мере уменьшения размера особей ход изменения численности обнаруживает тенденцию к проявлению бимодаль-

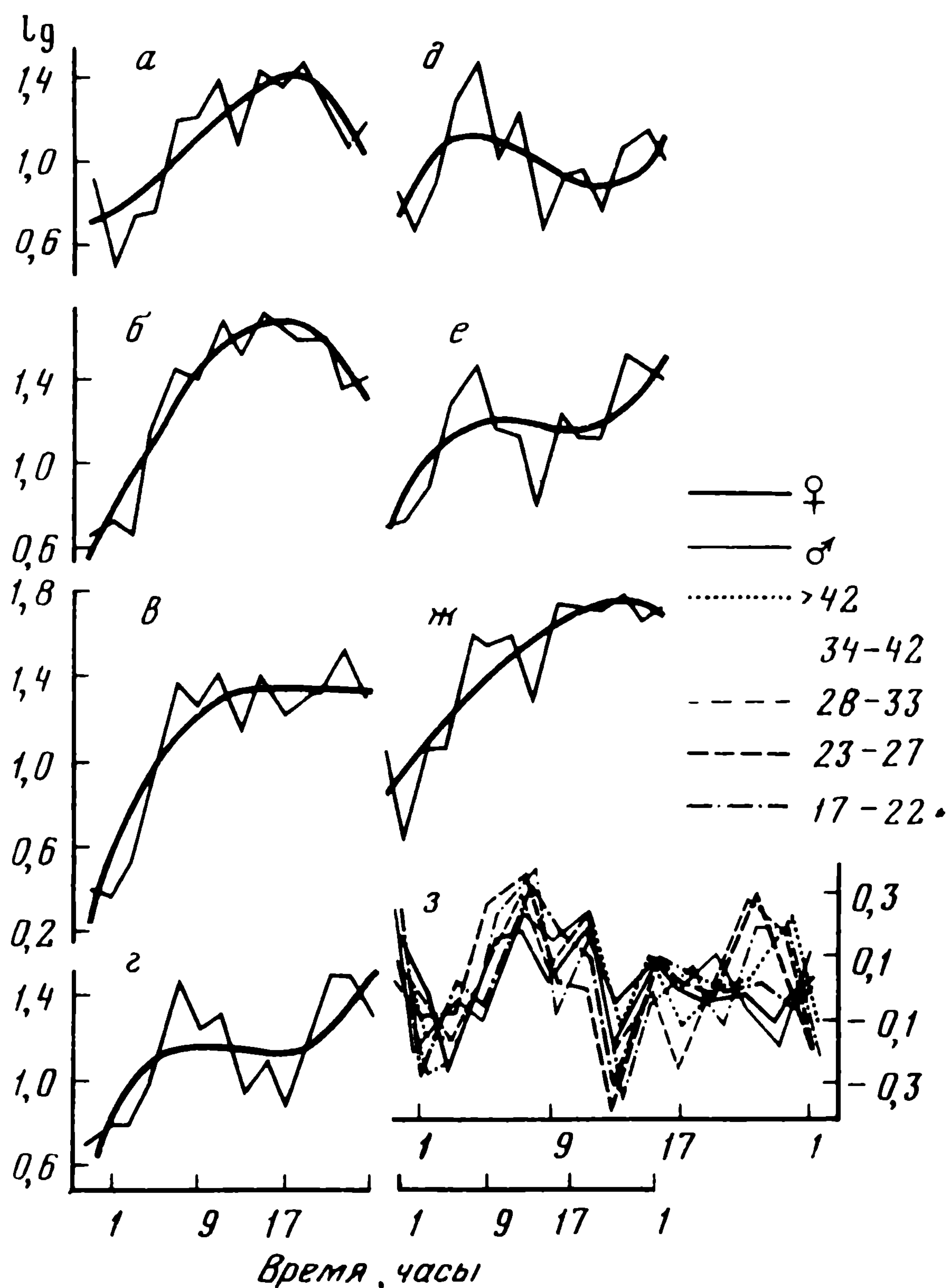


Рис. 1.10. Изменения логарифма численности различных размерных групп особей C. sinuosa в слое 0–300 м (ломаные линии) и соответствующие теоретические кривые (Рудяков, 1971а)

а – самцы; *б* – самки; *в–ж* – неполовозрелые особи размером: *в* – > 42; *г* – 34–42; *д* – 28–33; *е* – 23–27; *ж* – 17–22; *з* – отклонения эмпирических значений от теоретических. Размер дан в числе делений окулярного микрометра (одно деление равно 0,025 мм)

ности, исчезающую у самых мелких особей. Изменения численности самок, самцов и личинок размером 17–22 практически одинаковы. Эти различия были объяснены существенной разницей размаха суточных вертикальных миграций особей отдельных размерных групп: в соответствии с положениями, развитыми Гарди (Hardy, 1956), изменения скорости и направления течения с глубиной должны привести к разобщению скоплений особей разного возраста. Это предположение подтверждается одинаковым ходом изменения численности самок и самцов, имеющих один и тот же размах миграции. Что же касается относительно слабо мигрирующих личинок размером 17–22, то их скопления могут совпадать с таковыми половозрелых особей просто потому, что они лишь недавно покинули выводковую камеру матери.

Сходные черты изменения численности выделенных групп особей удобнее всего рассмотреть на отклонениях эмпирических данных от теоретических выравненных значений (см. рис. 1.10, *з*). В общем для всех групп

Таблица 1.10

Полный дисперсионный анализ данных об изменениях логарифмов численности различных групп особей C. sinuosa (Рудяков, 1971a)

Источник варьирования	Число степеней свободы	Сумма квадратов	Средний квадрат	Вероятность, %
Общее	195	24,8693		
Группы	6	3,6035		
Время	13	13,5698		
линейное	1	3,7016	3,7016	< 0,05
квадратичнос	1	1,0830	1,0830	< 0,05
кубичное	1	0,1440	0,1440	< 2,50
4-й степени	1	0,0008	0,0008	> 50
остаток	9	8,6404	0,9600	< 0,05
Взаимодействие	78	5,2901		
линейное	6	1,4680	0,2447	< 0,05
квадратичное	6	0,9896	0,1649	< 0,05
кубичное	6	0,9450	0,1575	< 0,05
4-й степени	6	0,3899	0,0650	< 2,5
остаток	54	1,4976	0,0277	> 25
Ошибка	98	2,4059	0,0245	

эти отклонения статистически значимы — средний квадрат "остатка" от "времени" существенно превышает средний квадрат "ошибки" (см. табл. 1.10) — и, по-видимому, являются результатом действия каких-то факторов, в одинаковой степени влияющих на численность всех возрастных групп. Наиболее вероятной причиной этих изменений представляется сложность структуры вод в районе сбора материала. За время работ на станции судно под действием ветра может дрейфовать через участки, занятые водами одинаковой температуры и солености, но разного происхождения, а, следовательно, и с разным планктонным населением. По мнению Фейгера и Мэк Гауэна (Fager, McGowan, 1963), такие случаи вполне возможны.

Таким образом, можно полагать, что возмущения поля концентрации биологических объектов имеют два источника возникновения — физический и биологический. Первый состоит в переносе движениями воды, второй — в зависимости поведения, плодовитости и смертности организмов от факторов среды. Относительный вклад этих источников в формирование картины пространственного распределения особей представляет существенный интерес. Знания такого рода позволят установить границы возможного применения физических и биологических теорий и должны рассматриваться как необходимое условие надежности прогнозов биологической обстановки. Один из путей решения этой задачи состоит в изучении картины вертикального распределения организмов, полученной с разрешением, превышающим обычно принятое в стандартных гидробиологических исследованиях. В Институте океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР сбор данных такого рода был начат в 1971 г. А.Г. Тимониным (1975).

В качестве объекта исследования тонкой структуры вертикального распределения был выбран Pyrocystis pseudonoctiluca (Рудяков, Суханова, 1982). Это один из характерных видов тропических вод, встречающийся

Таблица 1.11

Коэффициенты корреляции между вертикальными профилями отклонений от тренда на ст. 6490 (Рудяков, Суханова, 1982)

Время начала серии, ч	Время начала серии, ч					
	10	13	16	19	22	01
07	–0,010	0,308	0,762	0,322	0,316	–0,656
10		–0,352	0,062	–0,467	–0,158	0,179
13			0,037	0,404	0,122	–0,171
16				0,123	0,552	–0,253
19					0,620	0,065
22						0,174

Таблица 1.12

Коэффициенты корреляции между вертикальными профилями отклонений от тренда на ст. 6493 (Рудяков, Суханова, 1982)

Время начала серии, ч	Время начала серии, ч							
	09	12	15	18	21	24	03	06
06	0,013	0,262	–0,092	0,275	–0,192	0,384	–0,195	0,020
09		–0,057	0,223	0,646	–0,218	0,149	–0,182	0,527
12			0,124	0,112	0,455	–0,299	0,008	–0,162
15				0,025	0,621	–0,375	0,575	0,551
18					0,188	0,283	–0,438	0,070
21						–0,459	0,621	0,120
24							–0,398	–0,367
03								0,508

Таблица 1.13

Максимальные значения *r*, полученные при величине относительного сдвига профилей отклонений до 30 м (ст. 6490) (Рудяков, Суханова, 1982)

Время начала серии, ч	Время начала серии, ч					
	10	13	16	19	22	01
07	0,429	0,567	0,762	0,338	0,316	0,666
10		0,609	0,365	0,547	0,320	0,406
13			0,549	0,500	0,380	0,332
16				0,179	0,552	0,571
19					0,620	0,422
22						0,380

в пробах в количестве десятков экземпляров и определение таксономической принадлежности которого обычно не вызывает затруднений.

Пробы были получены на двух суточных станциях 50-го рейса нис "Витязь" в западной части Тихого океана в море Сулу (ст. 6490, 8° с.ш., 120° в.д., 23–24. VI 1971 г.) и в водах Северного пассатного течения

(ст. 6493, 13°с.ш., 140°в.д., 2–3.VII 1971 г.). Планктон собран вертикальными ловами по 10-метровым слоям до глубины 150 м и далее по слоям 150–200, 200–300, 300–400 и 400–500 м. Последовательные серии ловов взяты через 3 ч., ловы одной серии занимали около 1,5 ч. В качестве дополнительного материала использованы две серии ловов по стандартным горизонтам 0–25, 25–50, 50–100, 100–200 и 200–500 м, взятые 25–26. VI 1971 г. на ст. 6490.

Медиана вертикального распределения *Me* вычислена для каждой серии с использованием аппроксимации накопленных частот логистической функцией в соответствии с методикой логит-анализа. Для выравнивания профилей вертикального распределения в слое 0–150 м с целью выделения низкочастотной компоненты (тренда) использован метод скользящего усреднения по пяти точкам с набором весовых коэффициентов 0,1–0,2–0,4–0,2–0,1 (Плохинский, 1961). В качестве меры сходства вертикальных профилей отклонений от тренда использован коэффициент корреляции *r*. Выравнивание проведено после логарифмической трансформации данных о числе пироцистис в пробах.

Временные изменения профиля вертикального распределения, наблюдавшиеся на обеих станциях, приведены на рис. 1.11. Здесь обнаруживается четко выраженное различие характера вертикального распределения на станциях: на ст. 6493 особи рассеяны в слое 0–150 м значительно равномернее, чем на ст. 6490, где наблюдается резкое уменьшение обилия пироцистис в слое 60–90 м.

Различие эмпирических функций распределения отклонений от тренда состоит в значительно большей величине стандартного отклонения на ст. 6490 (0,273 по сравнению с 0,144 на ст. 6493). Существование этого различия обусловлено главным образом двумя очень большими отклонениями от тренда на ст. 6490–0,98 и 1,19, которые соответствуют десяти- и пятнадцатикратному превышению фоновой концентрации пироцистис в слое 120–130 м (см. рис. 1.11, *б*, серии 07 и 16 ч.).

Сходство вертикальных профилей отклонений от тренда, измеренное значением коэффициента корреляции *r* для серий ловов каждой станции, приведено в табл. 1.11 и 1.12, где значения *r*, превышающие пороговые значения 0,602 и 0,735 для вероятностей 0,05 и 0,01, подчеркнуты одной и двумя чертами соответственно.

Высокие отрицательные значения *r* могут свидетельствовать о возможности получения высоких положительных значений путем относительного сдвига сравниваемых рядов. Пример применения такой процедуры (табл. 1.13) подтверждает это предположение (значимость *r* определена здесь по одностороннему критерию).

Высокий вертикальный градиент объемной плотности пироцистис на ст. 6490 соответствует более высокому значению максимального градиента плотности воды и меньшей глубине слоя скачка плотности на этой станции (Суханова, 1976). Перемешанный слой на ст. 6493 включает всю изученную часть вертикального распределения популяции. В результате объемная плотность почти не меняется с глубиной и коэффициент вариации отклонений от тренда (к.в. = $10^{0,144}$ – 1 100 = 39%) вполне соответствует обычно наблюдаемому в параллельных ловах (Cassie, 1968). Приблизительно такое же варьирование отклонений наблюдается на ст. 6490

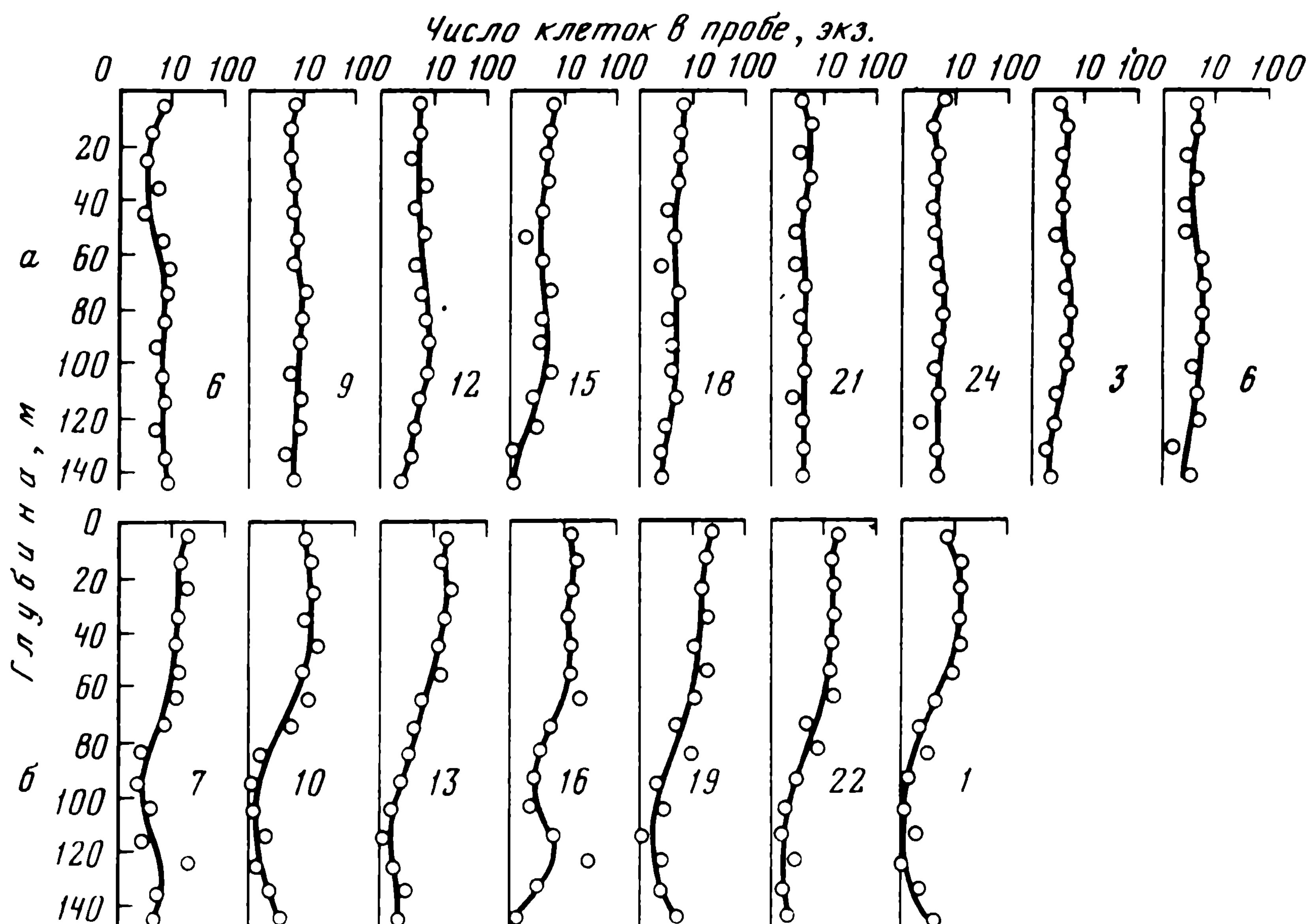


Рис. 1.11. Вертикальное распределение Pyrocystis pseudonoctiluca (Рудяков, Суханова, 1982)

а – ст. 6493; *б* – с. 6490. Числами обозначено время начала каждой серии ловов

в слое 0–60 м (к.в. = 27%), но в слое уменьшения объемной плотности пироцистис и глубже этого слоя варьирование значительно возрастает (к.в.= = 97%). Таким образом, в отношении изученного биологического объекта наблюдается та же закономерность, что и в вертикальном распределении физических свойств воды (Гарнич, Миропольский, 1974): варьирование измеряемого параметра растет с увеличением его вертикального градиента, вычисленного по выравненному профилю.

Появление в глубине отдельных пятен планктона с концентрацией того же порядка, что и в верхнем перемешанном слое, напоминает картину пространственного распределения взвеси (Wangersky, 1978). Ход вертикальной диффузии искусственно внесенного красителя (Айтсам и др., 1979) наводит на мысль, что эти явления представляют собой следствие перемежающегося характера массообмена в условиях стратификации из-за локальных потерь устойчивости в слое скачка плотности.

Высокие значения коэффициента корреляции профилей отклонений от тренда свидетельствуют о возможности многочасового (6–9 ч) сохранения возмущений поля концентрации биологических объектов с вертикальным масштабом порядка 10 м. Следовательно, при средней скорости дрейфа судна около 2 км · $ч^{-1}$ соотношение вертикального и горизонтального размеров биологических неоднородностей имеет порядок 10^{-3}, характерный для изменчивости гидрофизических характеристик (Поздынин, Поярков, 1981).

Для дальнейшего изучения затронутых вопросов необходимо проведение согласованных гидрофизических и планктонных наблюдений. Получен-

ные результаты могут свидетельствовать лишь о том, что физические процессы играют в формировании вертикальной структуры биологических полей в океане весьма заметную роль.

В данной главе рассмотрены возможные методы количественного описания вертикального распределения пелагических организмов и изложены результаты применения этих методов в анализе эмпирических данных. Показано, что с увеличением характерной глубины обитания наблюдается уменьшение высоких положительных значений косости и крутизны распределения до значений, близких к нулю. Для видов со средней глубиной обитания менее 300 м стандартное отклонение вертикального распределения прямо пропорционально корню квадратному из средней глубины обитания. Для более глубоководных видов увеличение стандартного отклонения происходит значительно медленнее. Анализ тонкой структуры вертикального распределения показал, что неоднородности поля концентрации биологических объектов при вертикальном масштабе порядка 10 м могут сохраняться в течение 6–9 ч.

Глава 2

ПЛАВУЧЕСТЬ И СКОРОСТЬ ПАССИВНОГО ПОГРУЖЕНИЯ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ОРГАНИЗМОВ

Результирующая скорость перемещения организма по вертикали определяется скоростями пассивного перемещения под влиянием силы тяжести, активного движения гидробионта и его переноса движениями самой среды обитания. Изучаемое гидробиологами распределение организмов по глубине можно рассматривать как распределение в градиенте таких физических параметров, как температура, соленость и плотность, возможность влияния которых на двигательную активность и скорость пассивного погружения особей не вызывает сомнений.

Гран еще в 1915 г. (Gran, 1915, цит. по: Steele, 1959) указывал на невозможность объяснения особенностей вертикального распределения планктона без привлечения данных о скорости погружения особей. Известно, что средняя плотность живой протоплазмы равна 1,045 – 1,050 г · см$^{-3}$ (Jakobs, 1935) и превышает даже максимальную плотность морской воды, равную 1,032 г см$^{-3}$ при температуре –2° и солености 40$^0/_{00}$ (Зубов, 1957). По данным Лаундса (Lowndes, 1938), плотность морских ракообразных составляет 1,040 – 1,087 г см$^{-3}$. Близкие величины получены В.Н. Степановым и Л.С. Светличным (1981) для копепод – от 1,022 до 1,125 г см$^{-3}$ Более высокие значения получены, П.И. Усачевым (1939) для мизид – 1,07 – 1,08 г см$^{-3}$ Плотность криля равна 1,042 – 1,068 г · см$^{-3}$ (Kils, 1979a), а средняя плотность эвфаузиид, копепод и сальп при автоматической сортировке планктона составляет 1,048 г · см$^{-3}$ (Price et al., 1977). Из результатов этих исследований должен быть сделан вывод, что большинство пелагических животных имеет отрицательную плавучесть. К этому заключению неоднократно приходили исследователи кон-

ца XIX – начала XX в. (см.: Киселев, 1969). Но до 1970 г. измерений скорости пассивного перемещения планктонных животных было выполнено немного, обычно они касались отдельных, в основном пресноводных, видов и часто проводились в условиях, далеких от естественных.

2.1. МЕТОДИКА ИЗМЕРЕНИЯ СКОРОСТИ ПАССИВНОГО ПОГРУЖЕНИЯ

Скорость пассивного перемещения вычисляли по времени прохождения организмами, обездвиженными влиянием наркотиков, расстояния 160–500 мм.

Наркотизацию проводили раствором галоперидола или уретана. Последний метод оказался более удобным, хотя у некоторых копепод он вызывает сокращение мускулатуры конечностей. Каждую особь помещали в 1,5%-ный раствор уретана на 2–3 мин. Для измерения скорости отбирали экземпляры с расправленными антеннулами, в течение 20–30 с промывали их в морской воде и переносили в измерительную камеру.

Измерения проведены в мерных цилиндрах диаметром 25–80 мм при постоянной температуре воздуха в лаборатории или в экспериментальных сосудах типа холодильника Либиха, установленных вертикально. Центральная трубка диаметром 17 мм заполнялась морской водой и представляла собой измерительную камеру. В окружающем эту трубку стеклянном кожухе циркулировала охлаждающая жидкость (вода или 40%-ный спирт), температура которой стабилизировалась термостатом. Температуру в сосуде обычно выбирали соответствующей температуре обитания изучаемого вида на данной станции.

При изучении влияния температуры на скорость пассивного перемещения скорость каждой особи измеряли в двух сосудах: при минимальной температуре обитания данного вида на данной станции и при температуре, на 10° превышающей последнюю.

Поведение ненаркотизированных особей изучали (Заикин, Рудяков, 1976а) в стеклянной трубке конической формы, через которую в направлении снизу вверх (от наименьшего диаметра к наибольшему) прокачивали морскую воду. Изменяя производительность насоса, установку регулировали так, чтобы скорость в нижней части трубки превышала скорость пассивного погружения изучаемого животного. При выполнении этого условия особь оказывается неподвижной относительно наблюдателя, а любые изменения скорости погружения легко обнаруживаются по соответствующим вертикальным перемещениям особи. Упрощенная установка такого типа оказалась полезной при изучении процессов деструкции планктонных организмов (Степанов, Светличный, 1981).

Измерения скорости пассивного погружения были проведены в 6-м рейсе НИС "Дмитрий Менделеев" в тропической части Тихого океана (Рудяков, 1972а), в 11-м рейсе НИС "Академик Курчатов" в антарктических и субантарктических водах Атлантики (Рудяков, 1972б), в 57-м рейсе НИС "Витязь" в тропических водах Тихого океана, на дрейфующей станции СП-23 в Центральном арктическом бассейне и на Рыбинском водохранилище. Объектом исследования служили кладоцеры, копеподы, остракоды, декаподы и мезопелагические рыбы Cyclothone, лишенные наполненного газом плавательного пузыря. В случае декапод и рыб измерения выполнены

со свежепойманными мертвыми особями. Скорости погружения эвфаузиид и хетогнат измерены на фиксированном в формалине материале. Специальное исследование (Apstein, 1910) показало, что фиксация формалином увеличивает скорость погружения всего на несколько процентов. Массив полученных данных включает около 400 измерений.

2.2. РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗМЕРЕНИЙ

2.2.1. Ориентация при погружении

Наблюдения над ориентировкой тела планктонных животных в процессе погружения представляют самостоятельный интерес, так как, по предположению Биддера (Bidder, 1929), подтверждаемому наблюдениями других исследователей (Gardiner, 1933; Grosser et al., 1953; Harris, 1963), механизм ориентации низших планктонных ракообразных не связан со специальными морфологическими образованиями. В соответствии с этой гипотезой знак геотаксиса определяется просто тенденцией организма тонуть или всплывать. Действительно, расправленные антеннулы тормозят пассивное перемещение, играя роль стабилизаторов. В результате рачки с отрицательной плавучестью погружаются в положении абдоменом вниз (ось тела вертикальна или составляет менее 90° к вертикали), а рачки с положительной плавучестью всплывают в положении абдоменом вверх. Соответственно, при совершении движений конечностями вертикальная составляющая средней скорости активного перемещения будет направлена вверх у погружающихся рачков и вниз – у всплывающих.

Наши наблюдения соответствуют этой гипотезе, но лишь в самой общей форме. Экземпляры, имеющие большой остаточный вес, тонут преимущественно в положении "передний конец выше заднего". Экземпляры со сложенными антеннулами тонут передним концом вперед. Однако было зарегистрировано несколько случаев погружения в этом положении и экземпляров с расправленными антеннулами. Объяснением этого явления вполне может быть нахождение в абдомене крупной жировой капли. Самки Metridia gerlachei и Pleuromamma robusta часто погружались в горизонтальном положении вентральной стороной вверх. У имеющих нейтральную плавучесть экземпляров Rhincalanus gigas и Calanoides acutus не удалось выявить преобладающего типа ориентации в пространстве. У экземпляров этих же видов, имеющих четко выраженную положительную плавучесть, обычная поза при всплытии – абдоменом вверх, и любые активные движения, так же как и у дафний в эксперименте Гроссера (Grosser et al., 1953) приводили к погружению особи. Ориентация при погружении Leptodora kindti также определяется положением антенн. Наиболее часто у наркотизированных лептодор антенны вытянуты назад, образуя с продольной осью тела угол от 30 до 50°. В этом случае животное погружается приблизительно в горизонтальном положении вентральной стороной вниз. При увеличении угла до 90° и более погружение происходит в наклонном положении вентральной стороной вверх, передний конец выше заднего.

Эти наблюдения показывают, что животное способно в некоторых пределах изменять скорость пассивного перемещения, так как сила сопротивления зависит от ориентации в пространстве.

Декаподы и рыбы обычно погружаются в горизонтальном положении на боку или вентральной стороной вверх.

Остракоды, обездвиженные влиянием наркотиков, при погружении ориентированы так, что передний край раковины животного всегда оказывается не ниже заднего. Без наркоза остракоды часто тонут головным концом вперед, вырабатывая слизистые нити, резко снижающие скорость погружения. Более подробно это явление будет рассмотрено в разделе 2.2.4.

2.2.2. Значения скорости пассивного погружения и их варьирование в пределах популяции

Значения скорости пассивного погружения и стандартное отклонение результатов ее измерения у особей 36 видов копепод и остракод приведены в табл. 2.1. Измерения выполнены при температуре, отличающейся от температуры обитания не более чем на 5–6°

К данным табл. 2.1. следует добавить, что самки и копеподиты V стадии R. gigas и C. acutus имели среднюю скорость перемещения, близкую к нулевой, с отклонениями от нуля на 2–3 м ч$^{-1}$ в ту и другую стороны.

Данные таблицы свидетельствуют о том, что в пределах вида особи разного пола и возраста имеют разную скорость погружения, которая обычно увеличивается с возрастом, а следовательно, и с размером особи. В качестве примера на рис. 2.1. приведена зависимость скорости погружения от длины тела Leptodora kindti (Рудяков, 1978). Скорость погружения наркотизированных самок колеблется в пределах 1,1–3,3 мм · с$^{-1}$ (4–12 м · ч$^{-1}$) и линейно увеличивается с длиной, т.е. с возрастом особей:

$$u = 0{,}39 + 0{,}29L, \qquad (2.1)$$

где u – скорость (мм · с$^{-1}$) и L – длина (мм).

Линейный характер имеет эта зависимость и у криля (Kils, 1981). О том, насколько велики могут быть различия скорости погружения организмов

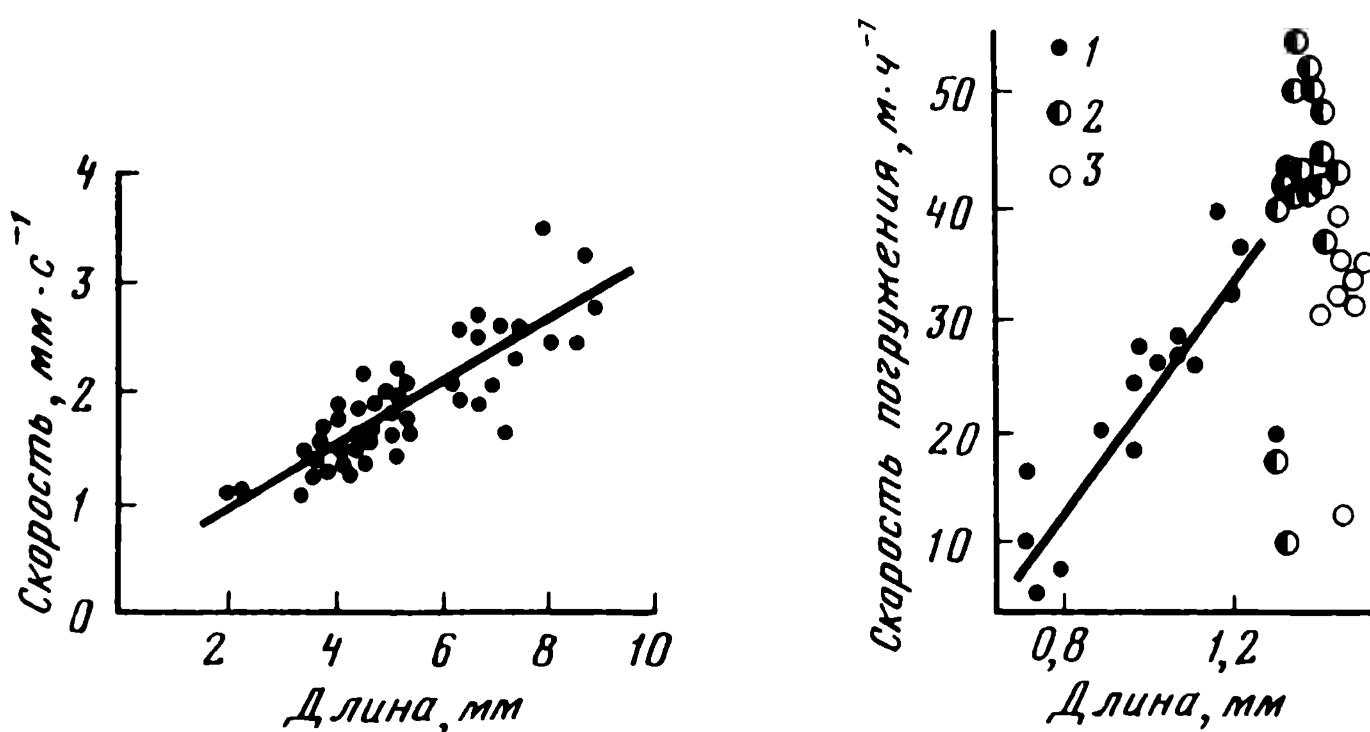


Рис. 2.1. Связь скорости пассивного погружения и длины тела у наркотизированных особей Leptodora kindti при температуре 20–22° (Рудяков, 1978)

Рис. 2.2. Зависимость скорости погружения от длины раковины Cypridina sinuosa (Рудяков, 1972а)

1 – личинки; *2* – самки; *3* – самцы

Таблица 2.1

Скорость пассивного погружения некоторых видов зоопланктона

Вид, пол, стадия развития	Длина, мм	Температура измерения	Число экземпляров	Средняя скорость, м · ч⁻¹	Среднее квадратическое отклонение, м · ч⁻¹
1	2	3	4	5	6
Copepoda					
Augaptilus glacialis ♂	4,9	+5	1	8,8	–
Calanus glacialis ♀	4,9–5,5	+5	8	7,5	2,9
C. glacialis V	3,9–4,7	+5	5	9,6	4,9
C. hyperboreus ♀	8,0–8,7	+5	8	16,6	5,2
C. hyperboreus V	6,3–7,0	+5	6	10,9	3,6
C. propinquus ♀	5,5–6,0	+0,5	9	28,2	4,6
C. propinquus ♂	5,4	+0,5	1	15,9	–
C. tonsus ♀	4,1–4,7	+1	15	22,0	3,8
C. tonsus V	3,2–3,9	+6÷10	17	10,4	3,6
C. tonsus IV	2,5–2,6	+4÷10	2	9,8	1,5
Candacia maxima ♀	3,8–4,0	+4	2	17,0	0,3
C. pachydactyla, C. aethiopica	2,0	+30	30	19,1	–
Clausocalanus arcuicornis ♀	1,2–1,3	+6	2	7,4	0,6
Euchaeta biloba ♀	6,5	+4	1	≈0	–
E. marina	2,2	+30	10	19,4	–
E. sp. V	6,9	+3,5	1	3,2	–
Euchirella rostrata	2,6	+30	10	37,4	–
Euchirella sp. V	3,8–3,9	–1	2	11,4	12,2
Gaidius tenuispinus ♀	3,4–3,7	–1,4÷+1,5	2	18,8	5,9
Heterorhabdus compactus ♀	3,2–3,5	+5	2	8,8	4,8
H. norvegicus ♀	4,4	+5	2	10,2	4,3
Lucicutia sp.	2,5	–1	1	3,9	–
Metridia gerlachei ♀	3,7–4,4	–1	18	18,7	4,1
M. longa ♀	4,0–4,6	+5	15	12,6	4,0
M. longa V	3,1–3,9	+5	3	9,0	2,8
M. lucens ♀	2,9–3,6	–1÷+1	3	9,6	2,6
M. lucens V	2,4–2,5	–1	3	4,5	0,6
Neocalanus gracilis ♀	2,2–2,8*	+18	2	19,0	2,8
Neocalanus robustior V	2,7*	+18	1	9,4	–
Oncaea sp. ♀	1,2	+6	1	6,7	–
Paraeuchaeta antarctica ♀	9,0	–1,5	1	2,4	–
P. antarctica ♂	7,2–7,4	+4	3	13,1	2,8
P. antarctica V	6,4–6,8	+4	2	1,8	3,2
P. glacialis ♀	8,6	+5	1	18,5	–
Pleuromamma robusta antarctica ♀	4,0–4,5	–1÷+1	9	13,8	4,2
P. xiphias	3,0	+30	40	21,6	–
Scaphocalanus magnus ♀	4,8–5,3	+5	4	20,3	2,8
S. magnus V	3,8–4,4	+5	8	20,8	2,8

Таблица 2.1 (окончание)

1	2	3	4	5	6
Ostracoda					
Conchoecia antipoda ♀	3,3–3,4	−1÷+3,5	3	44,2	4,7
C. atlantica ♀	3,6	+30	15	126,0	–
C. beglicae ♂	2,8	−1	1	42,4	–
C. concentrica ♀	1,8	+30	8	65,2	–
C. hettacra ♀	2,3–2,5	−1	5	47,4	6,8
C. symmetrica ♀	4,3	+3,5	1	44,7	–
Cypridina sinuosa } C. acuminata }	1,7	+30	20	63,7	–

* Длина цефалоторакса.

одного возраста и как меняется скорость погружения по мере роста особей, можно судить по результатам измерений этого параметра у остракод Cypridina sinuosa (Рудяков, 1972а), приведенным на рис. 2.2. У неполовозрелых особей проявляется четкая зависимость скорости погружения от размера тела: при увеличении длины раковины на 0,1 мм скорость погружения увеличивается на 5–6 м · ч$^{-1}$. Отклонения эмпирических точек от аппроксимирующей прямой относительно невелики. Что же касается скорости погружения половозрелых особей, то разброс ее значений перекрывает весь диапазон изменения скорости личинок. Наименьшую скорость (10–20 м · ч$^{-1}$) имели особи с тонкой опалесцирующей раковиной (по-видимому, недавно перелинявшие). Среди остальных наименьшая скорость была у самцов (32–40 м ч$^{-1}$). Среди самок наибольшая скорость погружения (50–55 м ч$^{-1}$) отмечена у особей с хорошо сформированными крупными яйцами в выводковой камере, а наименьшая – у особей с яйцами меньшего размера (41–50 м ч$^{-1}$). Эти факты свидетельствуют о том, что причины наблюдаемых различий следует искать в различном физиологическом состоянии особей, влияние которого на удельный вес планктонных организмов обсуждалось еще в 1923 г. (Eyden, 1923).

2.2.3. Зависимость скорости погружения от плотности организма и свойств воды

Рассмотрим факторы, определяющие скорость пассивного погружения. Скорость погружения частиц сферической формы определяется законом Стокса:

$$u = \frac{1}{18} g L^2 \frac{\rho-\rho_0}{\nu} \tag{2.2}$$

где g – ускорение силы тяжести; $\rho-\rho_0$ – разность плотностей частицы и жидкости; ν – вязкость жидкости; L – диаметр частицы.

Для организмов, имеющих более сложную форму, известны другие выражения (Hutchinson,1967; Степанов, Светличный, 1981; Allen, 1982), но независимо от вида формулы скорость погружения возрастает при увеличе-

Таблица 2.2

Влияние температуры (T) на среднюю скорость пассивного погружения планктонных ракообразных (u) (Рудяков, 1972б)

Вид, пол, стадия развития	Число особей	T		u, м · ч$^{-1}$		5%-ный доверительный интервал разности скорости, м · ч$^{-1}$
		мин	макс	при $T_{мин}$	при $T_{макс}$	
Calanus tonsus ♀	15	+1	+11	22,0	28,8	5,2–8,3
C. tonsus V	5	+6	+15	10,1	11,5	0,1–2,6
C. propinquus ♀	9	+0,5	+11	28,2	31,6	2,4–4,4
Conchoecia hettacra	5	–1,0	+9,5	47,4	52,6	2,8–7,7

нии размера организма и разности его плотности и воды и снижается при увеличении вязкости. Например, при изменении солености от 30 до 35 $^0/_{00}$ и температуры от 30 до 10° плотность морской воды возрастает в 1,009, а вязкость – в 1,643 раза. В соответствии с законом Стокса, в этом случае скорость погружения организма с плотностью 1,045 г · см$^{-3}$ должна уменьшиться в 2,5 раза; при неизменной солености 35$^0/_{00}$ и том же изменении температуры – в 2,1 раза, а при неизменной температуре 20° и том же изменении солености – в 1,2 раза. Плотность тела пелагических организмов в значительной степени определяется физиологическим состоянием, куда входят: степень хитинизации или объизвествления, состояние гонад, наполненность кишечника и жирность. Особи с бо́льшим количеством запасного жира обычно имеют меньший удельный вес. Специальные исследования этого вопроса (Степанов, Светличный, 1981) показали, что при увеличении относительного объема жировой капли от 0 до 18% средняя плотность тела Calanus helgolandicus снижается от 1,06 до 1,02 г · см$^{-3}$

Вязкость воды, будучи характеристикой степени ассоциированности ее молекул, резко зависит от температуры и, возможно, от количества и состава растворенных органических веществ, а в частности, от продуктов прижизненного выделения и распада обитающих в воде организмов. В результате проведенных измерений (Рудяков, 1975а) можно заключить, что в пределах малопродуктивных районов океана планктон не оказывает заметного влияния на вязкость воды, но не исключено, что ситуация может быть иной в районах высокой продуктивности.

Результаты исследования влияния температуры на скорость погружения копепод и остракод представлены в табл. 2.2. Во всех экспериментах обнаружено значимое увеличение скорости при повышении температуры, но данные недостаточны для суждения о форме этой зависимости.

Анализ эмпирических данных позволяет считать скорость погружения обратно пропорциональной кубу вязкости (Hutchinson, 1967). Используя это, можно приводить данные о скорости погружения к одной температуре. Для приведения к температуре 20° предлагается формула (Рудяков, Цейтлин, 1980):

$$u_{20} = u_t(\nu_t/\nu_{20})^{1/3}, \qquad (2.3)$$

где u_{20}, u_t – скорости при 20° и $t°$, а ν_{20} и ν_t – соответствующие значения вязкости. Очевидно, вводимая поправка невелика.

2.2.4. Регуляция скорости пассивного погружения

Кроме физических свойств организма и среды, скорость погружения могут определять элементы поведения. Классическим примером активной регуляции плавучести и, следовательно, скорости погружения служат пузырные рыбы. Гидромедузы и гребневики, попавшие в воду иной солености и, следовательно, плотности, способны в течение часа восстановить исходную плавучесть (Mills, 1984). Все пелагические животные способны изменять ориентацию при погружении, меняя относительное расположение конечностей. При этом меняется коэффициент сопротивления и, следовательно, скорость перемещения относительно воды. Расправленные антенны снижают скорость погружения дафний на 30% (Eyden, 1923). Копеподы могут значительно увеличивать скорость погружения, складывая антеннулы или подгибая абдомен. Способность живых эвфаузиид сохранять определенную позу при погружении позволяет им снизить скорость погружения на 13% по сравнению с мертвыми особями (Kils, 1981). Но, по-видимому, наибольшего эффекта в регуляции скорости достигают пелагические остракоды рода Conchoecia (Заикин, Рудяков, 1976б).

Остракоды, обездвиженные влиянием наркотиков, при погружении ориентированы так, что передний край раковины животного всегда оказывается не ниже заднего. Скорость пассивного погружения наркотизированных особей близка к 40 м · $ч^{-1}$ (см. табл. 2.1).

Ненаркотизированные остракоды часто тонут головным концом вперед. При этом скорость их погружения снижается в 2–9 раз, а иногда погружение совершенно прекращается и животное, не двигая конечностями, способно в течение нескольких минут оставаться на неизменной глубине. Предполагалось, что эти изменения скорости обусловлены регуляцией удельного веса (Angel, 1970; Gooday, Moguilevsky, 1975).

Исследование пространства, окружающего животное, медленно погружающееся головным концом вниз (наблюдалось 3–5-кратное снижение скорости), показало, что особь не реагирует на горизонтальное перемещение предметов ниже нее, но проявляет реакцию испуга (быстрое активное погружение) на их перемещение через точки уже пройденного пути. Такая чувствительность обнаруживается на расстоянии до 2–3 см от особей C. concentrica и до 5–6 см от особей C. atlantica. При осторожном перемещении щупа, например изогнутой металлической проволоки, реакция испуга не наблюдается и можно добиться задержки или даже полного прекращения погружения. В результате создается видимость нейтральной плавучести животного, но его раскачивание в такт качки судна вскрывает истинную причину явления: животное, подобно маятнику, раскачивается на нити, прикрепленной к щупу.

Изложенные результаты свидетельствуют о способности остракод рода Conchoecia вырабатывать невидимые при обычных условиях слизистые нити, снижающие скорость их пассивного погружения. Возможно, нити могут прикрепляться к другим взвешенным в воде объектам или к поверхностной пленке. Ориентация особей при погружении косвенно свидетельствует о том, что материал нитей вырабатывается так называемыми асимметричными железами, расположенными у изученных видов в заднедорсальном и в задневентральном углах раковины.

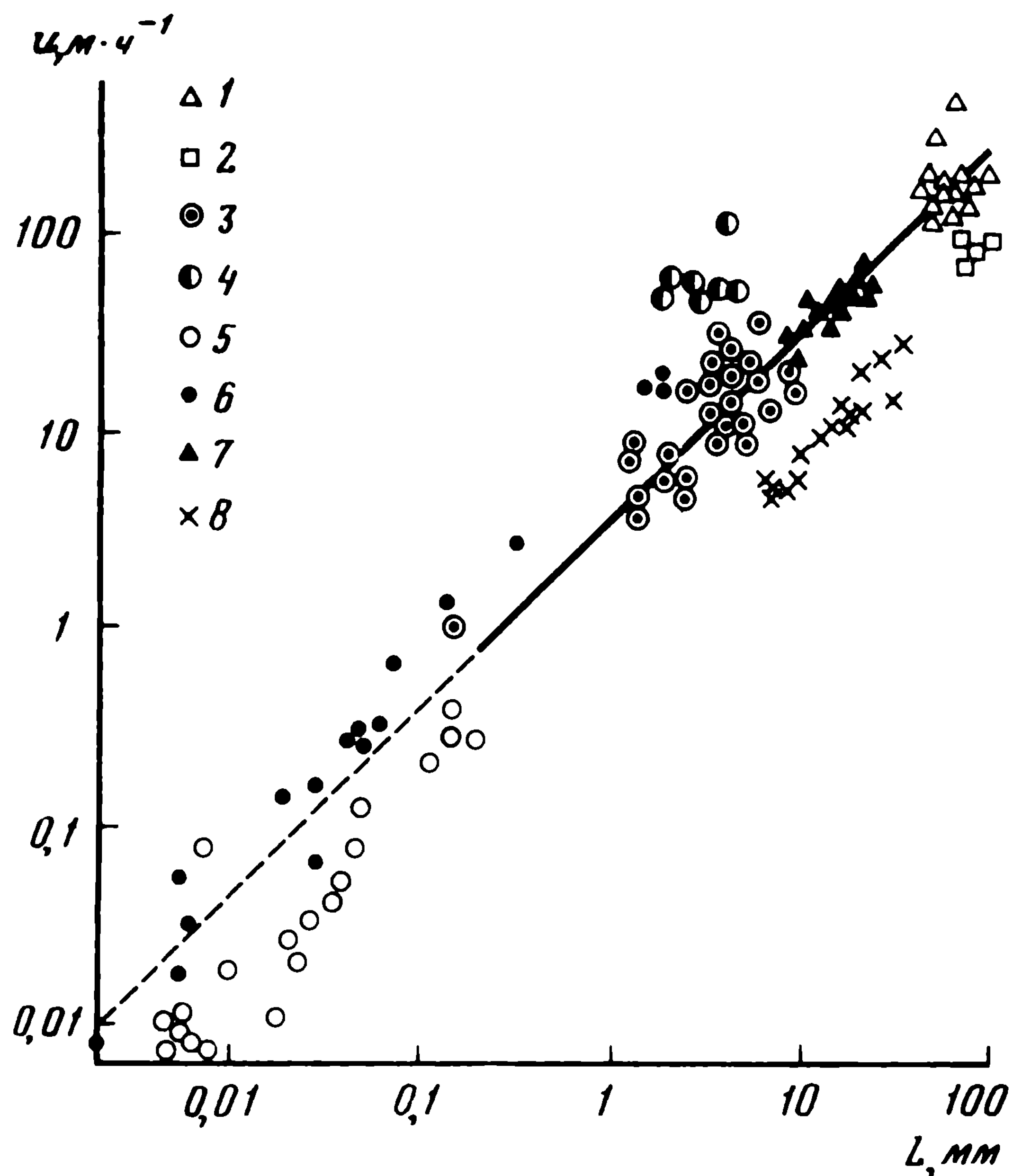


Рис. 2.3. Зависимость скорости пассивного погружения (u) от размера организмов (L – длина тела пелагических животных или диаметр клеток фитопланктона) (Рудяков, Цейтлин, 1980)

1 – декаподы; *2* – рыбы (род Cyclothone); *3* – науплии и копеподы; *4* – остракоды; *5* – растущие клетки фитопланктона; *6* – стареющие и мертвые клетки фитопланктона; *7* – эвфаузииды; *8* – хетогнаты

Таким образом, остракод рода Conchoecia и, возможно, некоторые виды копепод (Cahoon, 1982) следует включить в число планктонных организмов, в биологии которых имеют большое значение слизистые образования (Hamner et al., 1975). Физико-химические свойства этих конструкций, механизм их образования и роль в процессах питания, вертикальных миграций и в общем энергетическом балансе должны составить предмет дальнейших исследований, так как их следует учитывать при построении моделей поведения планктонных организмов.

2.2.5. Зависимость скорости погружения от размера организма

Так как величина скорости погружения может сильно варьировать, изменяясь от вида к виду и от особи к особи, то было бы весьма полезно, основываясь на результатах прямых измерений, установить связь скорости погружения с линейным размером организма. Существование такой связи имеет теоретические основания и подтверждено результатами измерений (Рудяков, Цейтлин, 1980). В качестве характерного размера будем использовать длину тела, поскольку скорость движения удобно измерять в относительных единицах – в длинах тела, проходимых за единицу времени. Для исследования этой зависимости, помимо опубликованных данных (Виноградов, 1961; Angel, 1970; Заика, Островская, 1972; Рудяков,

1972а, б; Степанов, Светличный, 1975; Gooday, Moguilevsky, 1975; Заикин, Рудяков, 1976а), были использованы собственные результаты измерений скорости погружения копепод на дрейфующей станции СП-23, а также декапод и рыб из экваториальной области Тихого океана. Данные о скорости погружения эвфаузиид и хетогнат получены на фиксированном в формалине материале и поэтому использованы только для сопоставлений.

На рис. 2.3 показаны приведенные к температуре 20° результаты измерений скорости погружения ракообразных, хетогнат и рыб рода Cyclothone, а также данные Смайды (Smayda, 1970) по фитопланктону (последние не использовались в расчетах и приведены без введения температурной поправки). Данные о скорости погружения Euchaeta sp., Pareuchaeta antarctica, Rhincalanus gigas и Calanoides acutus, плавучесть которых оказалась близка к нейтральной, будут обсуждены особо.

Уравнение регрессии, общее для копепод, их науплиусов и декапод, имеет вид

$$u = 4{,}00 \cdot L^{0{,}981}, \tag{2.4}$$

где скорость погружения u измерена в м · ч$^{-1}$ и длина L – в мм. Поскольку показатель степени близок к единице, можно считать $u = 4L$. Если выразить u в мм · с$^{-1}$, то $u = 1{,}11\,L$.

Скорость погружения остракод в 3–8 раз больше, чем копепод того же размера. Однако, как было показано ранее, остракоды способны снижать скорость погружения в 2–9 раз. Поэтому можно полагать, что в море скорость погружения остракод также составляет около одной длины тела в секунду (дт · с$^{-1}$).

Измерения скорости погружения не имеющих газового пузыря рыб (род Cyclothone) дали результаты несколько меньшие, чем у ракообразных того же размера, но это различие (приблизительно в 2 раза) не превышает разброса значений скорости для копепод одинакового размера.

Данные о скорости погружения клеток фитопланктона в целом группируются вокруг продолжения в область малых размеров линии регрессии, полученной для животных. Значения скорости погружения активно растущих клеток находятся несколько ниже этой линии, а скорости стареющих и мертвых клеток – в основном выше.

Измерения на фиксированных эвфаузиидах, надежность которых недавно подтверждена результатами Килса (Kils, 1981), отлично совпадают с общей кривой, но скорости погружения хетогнат оказались существенно меньшими.

Таким образом, в диапазоне размеров от 100 мкм до нескольких сантиметров среди пелагических организмов, имеющих отрицательную плавучесть, наблюдается тенденция к погружению со скоростью, близкой к одной длине тела в секунду.

Разброс значений скорости погружения, как видно на рисунке, велик, и отклонения в 2–4 раза от величины u = 1 дт · с$^{-1}$ отнюдь не являются исключениями. Это обстоятельство необходимо иметь в виду, оценивая возможную скорость погружения организма по его размеру. Измеренные М.Е. Виноградовым (1961) скорости погружения копепод укладываются в указанные рамки, но скорости погружения птеропод и гетеропод оказались значительно большими и приближаются к скоростям, характер-

ным для остракод соответствующих размеров. Это сходство неудивительно, так как птероподы и гетероподы, подобно остракодам, выделяют в естественных условиях слизистые образования (Hamner et al., 1975), и можно полагать, что в море скорость их погружения существенно ниже.

Относительно небольшая скорость погружения хетогнат может быть связана с низким удельным весом этих лишенных скелетных образований животных. Правильность такой точки зрения подтверждается результатами непосредственных измерений (Price et al., 1977).

Если говорить о животных, то, как будет показано в следующей главе, характерная скорость погружения, примерно равная одной длине тела в секунду, вполне сопоставима с обычными скоростями их активного движения. Приближенно она указывает верхнюю границу скоростей пассивного погружения. Что касается нижней границы, то ее, по-видимому, не существует. Мы наблюдали несколько случаев с антарктическими копеподами и беломорскими хетогнатами, когда скорости погружения были близки к нулю, т. е. животные практически обладали нейтральной или даже положительной плавучестью. Очевидно, плавучесть определяется физиологическим состоянием животного и у холодноводных видов, судя по сезонным изменениям жирности (Marshall et al., 1934), сильно колеблется. Однако представляется удивительным, что среди изученных эпи- и мезопелагических организмов примеры плавучести, близкой к нулю, оказались столь редкими. Например, из 45 видов копепод, исследованных В.Н. Степановым, Л.С. Светличным (1981), только 3 имели плотность, меньшую плотности воды. Этот факт может быть свидетельством того, что в эволюции планктона при скорости погружения менее 1 дт c^{-1} экономия энергии на регуляцию глубины обитания не была фактором первостепенной важности. Возможно, небольшая отрицательная плавучесть позволяет животным перемещаться в пространстве, не выдавая своего присутствия колебаниями воды и не создавая помех для обнаружения собственной добычи. Основой такого предположения служат наблюдения за поведением планктонных хищников и их жертв (Kerfoot, 1978) и успешные эксперименты по привлечению хетогнат к искусственному источнику колебаний, частота которых соответствует частоте гребных движений копепод (Feigenbaum, Reeve, 1977).

В данной главе оценен порядок величин скорости пассивного погружения пелагических животных, т. е. скорости перемещения животных, не производящих плавательные движения, или же их трупов в течение времени, когда процесс разложения еще не привел к заметному изменению средней плотности тела.

Скорость погружения существенно различна у разных видов и варьирует в пределах одновозрастных групп особей популяции. Причиной этого следует считать физиологическое состояние особей. Скорость погружения обычно увеличивается с возрастом и зависит от температуры и солености воды.

Примеры пелагических животных с плавучестью, близкой к нулю, весьма немногочисленны, и в диапазоне размеров от 100 мкм до 10 см у особей наблюдается тенденция к погружению в пассивном состоянии со скоростью, близкой к одной длине тела в секунду.

Глава 3

ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

В предыдущей главе было показано, что плотность подавляющего большинства пелагических животных превышает плотность воды, и при отсутствии плавательных движений они погружаются. Планктонные водоросли также имеют отрицательную плавучесть, и их погружение является необходимым условием достаточного минерального питания (Munk, Riley, 1952). Постоянная убыль водорослей через нижнюю границу слоя обитания компенсируется высоким темпом размножения, что обеспечивается вероятностным характером оседания клеток в турбулентном потоке (Riley et al., 1949; Суханова, Рудяков, 1971). Но продолжительность жизненного цикла у животных существенно больше, чем у водорослей. Кроме того, для животных характерны значительно бо́льшие размеры и, следовательно, бо́льшая скорость гравитационного оседания. Эти и некоторые другие (Bidder, 1929) теоретические соображения, а также результаты непосредственных наблюдений (Parker, 1902; Esterly, 1919; Gardiner, 1933; Harris, 1963; Blaxter, 1973; Richter, 1973) говорят, что в среднем скорости пассивного и активного перемещения животных имеют разные знаки, т. е. усилия организма в общем направлены на компенсацию пассивного перемещения под влиянием силы тяжести. Скорость активного движения есть функция одной из характеристик физиологического состояния особей, которую называют двигательной активностью. Данная глава посвящена результатам исследования различных проявлений двигательной активности, а также ее зависимости от факторов среды и времени суток.

3.1. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ

Исследование скорости активного движения пелагических животных представляет собой весьма непростую задачу. Данные непосредственных измерений в сосуде большого объема или в водоеме могут характеризовать лишь векторную сумму скоростей активного и пассивного перемещения. В принципе это затруднение можно преодолеть, зная скорость погружения каждой особи и углы наклона траекторий движения. Реализация такой схемы измерений сопряжена со значительными техническими трудностями. Однако если наблюдать движение в горизонтальном слое воды малой толщины, соизмеримой с минимальной рассматриваемой длиной траектории, и пренебречь торможением вблизи поверхности воды и дна сосуда, то оценкой скорости активного движения может служить горизонтальная компонента скорости.

Из известных способов измерения скорости движения планктонных животных наиболее прост метод фотографирования (Strickler, 1969). Животное, помещенное в освещенный сбоку сосуд, выглядит на черном фоне как яркое белое пятно. При фотографировании с достаточно большой выдержкой на снимке будет виден след (трек) движущегося животного. Длина трека, уменьшенная на длину тела, пропорциональна средней скорости движения за время экспозиции.

Кроме измерения скорости метод фотографирования позволяет полу-

чить другую важную характеристику двигательной активности особей изучаемой группы – соотношение средних длительностей периодов покоя и активного движения. Например, если при фотографировании m животных было снято n кадров и получено k треков, то относительная продолжительность фазы активного движения равна $k/(nm)$.

В выполненных опытах животных помещали в чашку Петри диаметром 114 мм и глубиной 15 мм, заполненную водой до половины и освещенную сбоку с четырех сторон осветителями типа ОИ-19 или с двух сторон галогенными лампами. Фотографирование проводилось малоформатной камерой со стандартным объективом на негативной пленке чувствительностью 130–250 ед. ГОСТ с расстояния 40 см при выдержке от 0,25 до 1 с в зависимости от размеров и скорости движения изучаемых животных.

Фотографирование обычно проводилось через строго фиксированные промежутки времени порядка 5–15 с. Именно эти данные были использованы для построения распределений измеренных значений скорости. Однако для определения максимальной скорости движения спуск затвора производили во время наиболее быстрого перемещения одного из находящихся в чашке животных. Разумеется, данные такого рода при построении распределений не учитывались. Одновременно фотографировали от 2 до 230 особей. В зависимости от их числа в каждом эксперименте было отснято от 25 до 160 кадров.

После небольшой модификации измерение подвижности животных методом фотографирования удалось совместить с определением скорости потребления кислорода по Винклеру (Рудяков, 1981). При этом некоторые изменения техники отбора проб и фиксации кислорода (Рудяков, Сапожников, 1978) позволили снизить различия параллельных определений кислорода до 1–1,5%.

В некоторых экспериментах частоту гребли и скорость движения исследовали методом киносъемки 16-миллиметровой камерой со скоростью 32 кадра в секунду. Для увеличения контраста изображения съемку также производили с боковым освещением на черном фоне (Кашин, Рудяков, 1978).

Измерения частоты и относительной длительности периодов активности были проведены по методике, сходной с предложенной Хойзнером и Энрайтом (Heusner, Enright, 1966). В качестве датчика использовали микротермосопротивление МТ-54, включенное по мостовой схеме. Рабочая часть термистора была расположена в центре стеклянной измерительной камеры объемом 0,6 мл, имеющей форму открытого снизу цилиндра с высотой, приблизительно равной диаметру. Камеру, заполненную водой, устанавливали с небольшим зазором над дном большего по объему стеклянного цилиндра с морской водой так, чтобы щель была достаточна для обеспечения водообмена внутри камеры, но помещенное в нее животное не могло ускользнуть. После этого цилиндр помещали в термостатируемую ванну, надежно закрытую от посторонних источников света. Нужный температурный режим создавали ультратермостатом. Для регистрации был применен самописец типа Н 373-2.

Объектом исследования служили пелагические ракообразные.

3.2. СКОРОСТЬ АКТИВНОГО ДВИЖЕНИЯ

В проведенных экспериментах средняя скорость активного движения составляла от 3 до 10 длин тела в секунду (дт · c^{-1}) у копепод и достигала 24 дт · c^{-1} у остракод (табл. 3.1).

Эти данные вполне соответствуют результатам, полученным для других водных беспозвоночных. Например, обычная скорость плавания криля близка к 1 дт · c^{-1} (Kils, 1979b), а коловратки Brachionus – от 3 до 12 дт · · c^{-1} (Epp, Lewis, 1979).

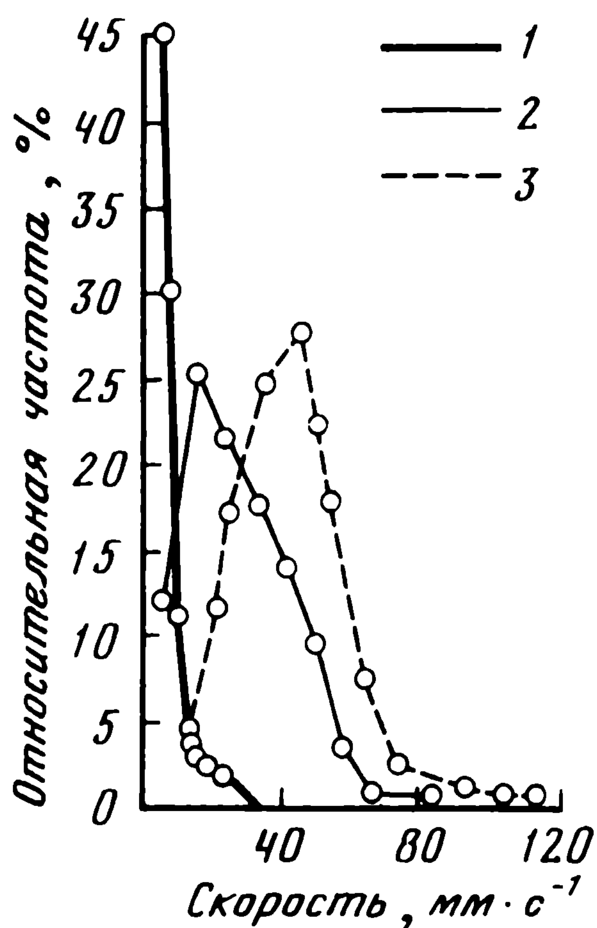
Несмотря на небольшие размеры тела, изученные ракообразные оказались способны к движению со скоростью, превышающей 10 и даже 15 см c^{-1} (см. табл. 3.1). Это соответствует 30–60 дт · c^{-1}, тогда как бросковая скорость наиболее быстро плавающих рыб обычно не превышает 15 дт c^{-1} (Webb, 1975) и лишь в редких случаях достигает 18 дт · c^{-1} (Gray, 1971). При испуге скорость копепод может достигать 350 мм · c^{-1} (Kerfoot, 1978), а по данным Т.С. Петипа (1981) и Е.В. Павловой (1981) – еще более высоких значений.

Распределение скоростей движущихся особей (без учета нулевых значений скорости, т. е. неподвижных животных) имеет резко асимметричную форму со сдвигом максимума в сторону малых значений (рис. 3.1, 3.2).

Таблица 3.1

Результаты измерения скорости активного движения и скорости погружения планктонных ракообразных (Заикин, Рудяков, 1976а)

Показатель	Euchirella rostrata	Pleuromamma xiphias	Candacia pachydactyla + C. aethiopica	Euchaeta marina	Conchoecia atlantica	Conchoecia concentrica	Cypridina sinuosa + C. acuminata
Длина раковины или цефалоторокса, мм	2,6	3,0	2,0	2,2	3,6	1,8	1,7
Скорость погружения							
число измерений	10	40	30	10	15	8	20
среднее значение, мм ·c^{-1}	10,4	6,0	5,3	5,4	34,6	18,1	17,7
Скорость движения							
число треков	63	994	118	378	26	368	1093
длительность активной фазы	0,23	0,18	0,35	0,29	0,09	0,19	0,28
максимальная скорость, мм · c^{-1}	174,0	155,2	94,0	22,2	128,8	120,0	82,0
средняя скорость, мм · c^{-1}	31,2	17,2	10,1	7,6	38,7	43,8	26,2



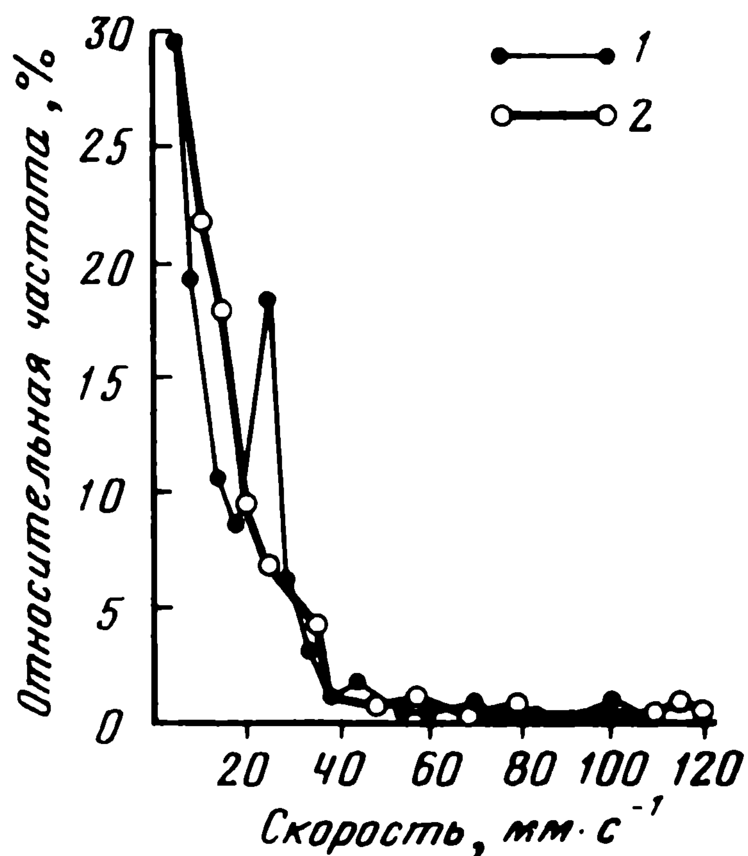


Рис. 3.1. Распределения значений скорости активного движения Euchaeta marina (*1*), Cypridina sinuosa (*2*) и Conchoecia concentrica (*3*) (Заикин, Рудяков, 1976а)

Рис. 3.2. Распределения значений скорости активного движения Pleuromamma xiphias при нахождении в камере 24 особей (*1*) и 20 особей (*2*) (Заикин, Рудяков, 1976а)

Аналогичный результат получен при исследовании движения Pseudocalanus minutus, выполненном с использованием видеомагнитофонной техники с последующим анализом изображений на ЭВМ (Buskey, 1984). Форма полученных распределений свидетельствует о том, что максимальные скорости движения используются редко и их вклад в величину пройденного пути очень мал. Действительно, при испуге Calanus finmarchicus может двигаться со скоростью до 369 мм c^{-1} (в среднем 161 мм c^{-1}), но величина перемещения с такой скоростью достигает всего лишь 417 мм, составляя в среднем 146 мм (Haury et al., 1980). Как и другие животные, ракообразные не могут долго двигаться с предельно высокой скоростью и погибают, если такое поведение оказывается вынужденным (Степанов, Светличный, 1981). По-видимому, как и в случае науплиусов копепод (Заика и др., 1976), движение особей с максимальной скоростью не имеет целью смену места обитания популяции (например, вертикальные миграции). Такие движения отдельных особей не согласованы и используются лишь в крайних ситуациях: при уходе от хищника или нападении на добычу.

По данным табл. 3.1 коэффициент корреляции скорости пассивного погружения и средней скорости активного движения равен 0,77 и при вероятности 0,05 может считаться существенным. Это говорит о возможности получения грубой оценки скорости активного движения по данным измерения скорости гравитационного оседания. Так как активная и пассивная скорости перемещения суть величины одного порядка, то можно полагать, что активные движения довольно строго ориентированы на компенсацию гравитационного погружения. Этот вывод подтверждается непосредственными наблюдениями: по данным Андерсона (цит. по: Corkett, McLaren, 1978), вертикальная компонента скорости активного движения Pseudocalanus вдвое превышает горизонтальную.

3.3. ЧАСТОТА ГРЕБНЫХ ДВИЖЕНИЙ И ЕЕ СВЯЗЬ СО СКОРОСТЬЮ ПЛАВАНИЯ

Оценка рабочей частоты органов движения представляет существенный интерес, так как служит одной из характеристик возможностей нервно-мышечного аппарата животных. Из водных организмов лучше всего в этом отношении изучены рыбы. Что же касается беспозвоночных, то имеющиеся данные относятся главным образом к представителям пресноводного планктона (Siedentop, 1930; Fox, Mitchell, 1953; Hutchinson, 1967; Strickler, 1969; Кашин, Рудяков, 1978) или же к прикрепленным формам морского бентоса (Southward, Crisp, 1965).

При фотографическом исследовании скорости движения планктонных ракообразных были получены изображения последовательных положений рачков, достаточно четкие для определения частоты гребных движений (Заикин, Рудяков, 1977). Принципиальная возможность получения таких фотографий состоит в том, что движение рачка, кажущееся наблюдателю равномерным, в действительности представляет собой серию бросков, различимых на фотоснимке при некоторых условиях освещения.

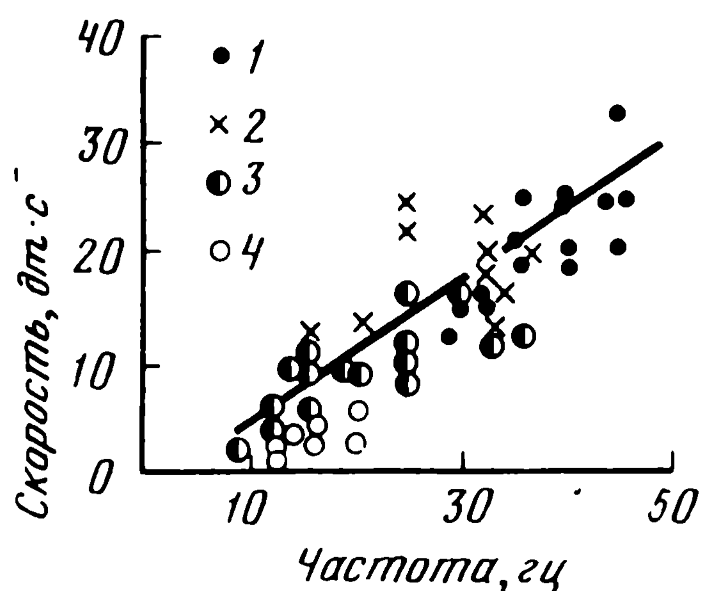


Рис. 3.3. Зависимость скорости движения от частоты гребных движений (Заикин, Рудяков, 1977)

1 – Conchoecia atlantica; *2* – C. concentrica; *3* – Cypridina sinuosa; *4* – Candacia pachydactyla

Измеренная частота гребных движений пелагических остракод Conchoecia и Cypridina находится в пределах от 8 до 44 гц, а копепод Candacia – от 12 до 20 гц. Зависимость скорости движения от частоты плавательных движений для каждого из изученных видов имеет линейный характер (рис. 3.3). Экспериментальные точки образуют на диаграмме столь компактную группу, что представляется возможным рассматривать весь набор полученных данных как выборку из единой совокупности. Однако частота плавательных движений копепод не была измерена при высокой скорости движения. Поэтому на рис. 3.3 линия регрессии проведена только для аппроксимации данных по остракодам.

Зависимость скорости движения рачка v_a, измеренной в числе длин тела, проходимом за 1 с, от частоты взмахов f, измеренной в герцах, выражается уравнением

$$v_a = -3 + 0{,}7f, \qquad (3.1)$$

показывающим, что за один взмах животное в среднем перемещается на 0,7 длины тела. Значения коэффициентов уравнения оказались близки полученным для движения рыб (Webb, 1975), разные виды которых за один взмах хвостового плавника перемещаются на 0,5–0,9 длины тела, причем значение свободного члена соответствующих уравнений меняется от

–2,6 до 2,4. Пресноводная кладоцера Leptodora kindti за один взмах антенн перемещается на 0,7–0,9 длины тела. (Кашин, Рудяков, 1978). Таким образом, закономерности перемещения животных, использующих принципиально различные типы движителя, оказались гораздо более схожими, чем можно было предполагать.

Используя полученное уравнение регрессии и зная максимальную скорость движения животного, можно путем экстраполяции оценить максимальную частоту плавательных движений. Однако при этом нужно быть уверенным в том, что для достижения максимальной скорости не включаются другие механизмы, т. е. в том, что форма зависимости скорости от частоты существенно не меняется. Это допущение может быть принято для остракод, но неприемлемо для копепод, скорость движения которых определяётся не только частотой гребли, но и переходом функции движителя к другим группам конечностей или к абдомену (Петипа, 1967).

По нашим данным, максимальную скорость движения остракод можно оценить величиной, не превышающей 60–70 дт $с^{-1}$ Этой скорости соответствует частота 90–100 гц, которую, видимо, и следует считать максимальной. Наибольшая отмеченная нами скорость копепод также составляет около 50–70 дт $с^{-1}$, но достижима ли для копепод столь же высокая частота двигательных актов, что и для остракод, пока неизвестно, так как неизвестно, какова максимальная скорость, которая может быть достигнута "способом скольжения" и для превышения которой включается механизм, обеспечивающий движение скачками. Однако частота движения конечностей копепод Acartia clausi и Centropages typicus при фильтрации близка к 60 гц (Rosenberg, 1980; Cowles, Strickler, 1983), а частота гребли у пресноводной кладоцеры Bosmina longirostris достигает 40 гц (Zaret, Kerfoot, 1980). Таким образом, частота гребных движений ракообразных различных таксономических групп оказывается весьма близкой.

3.4. СООТНОШЕНИЕ СКОРОСТЕЙ АКТИВНОГО И ПАССИВНОГО ПЕРЕМЕЩЕНИЯ

Очевидно, для сохранения постоянной средней глубины обитания периоды пассивности (погружения) должны чередоваться с периодами активности, в течение которых животное поднимается вверх (в частности, активность может быть непрерывной, но мы будем говорить о животных с перемежающейся активностью).

Чтобы оценить величину минимальной необходимой скорости подъема, нужно знать кроме скорости погружения относительную длительность активной фазы. Если исключить из рассмотрения остракод, имеющих, как это было показано в разделе 2.2.4, особый характер движения, то данные табл. 3.1 и некоторые другие наблюдения над морскими ракообразными с перемежающейся активностью (Петипа, Островская, 1977; Логачев, Мордвинов, 1979; Rosenberg, 1980) показывают, что, несмотря на высокую лабильность этого показателя (Пионтковский и др., 1983; Cowles, 1983; Cowles, Strickler, 1983), относительная длительность активной фазы составляет примерно 0,3 при разбросе от 0,05 до 0,53. Близкие величины (0,32–0,44) можно получить из сопоставления значений скорости подъема (2,1 мм $с^{-1}$) и погружения (0,98–1,68 мм $с^{-1}$) пресноводных циклопов

(Strickler, 1969). Отметим, что длительность активной фазы птеропод также составляет около 0,25 (Conover, Paranjape, 1977), и можно полагать, что относительная длительность периодов движения 0,3 близка к средней для пойкилотермных животных в целом (Herbers, 1981).

Условие сохранения средней глубины обитания имеет вид

$$ut_s = vt_r, \tag{3.2}$$

где u и v – скорости погружения и подъема, а t_s и t_r – относительные длительности пассивной и активной фаз соответственно. Зная скорость погружения и учитывая, что $t_s = 1 - t_r$, можно найти минимальное значение v, необходимое для сохранения средней глубины: $v = u\,(1/t_r - 1)$. Полагая $t_r \approx 0{,}3$ и $u = 1$ дт $\cdot$ с$^{-1}$ (см. раздел. 2.2.5), находим $v \approx 2{,}3$ дт $\cdot$ с$^{-1}$ Величина v представляет собой вертикальную компоненту скорости активного движения по траектории v_a, значение которой обычно колеблется от 2,5 до 10 дт $\cdot$ с$^{-1}$, составляя в среднем около 5 дт $\cdot$ с$^{-1}$ (Заикин, Рудяков, 1976а; Петипа, Островская, 1977; Логачев, Мордвинов, 1979; Минкина, 1983; Cowles, 1983; Buskey, 1984). Таким образом, v_a в 2–3 раза превышает скорость подъема по вертикали и в 4–6 раз – скорость пассивного погружения. Близкие соотношения получены для пресноводных циклопов (Strickler, 1969), личинок морского гребешка (Cragg, 1980) и хетогнат (Feigenbaum, Reeve, 1977).

Выведенное соотношение скоростей активного и пассивного перемещения есть результат построений, основанных на соображениях общего характера. Однако имеются данные и о непосредственной физиологически обусловленной взаимосвязи скоростей плавания и гравитационного оседания: частота гребных движений у дафнии растет при увеличении числа яиц или эмбрионов в выводковой камере, обычно приводящем к увеличению скорости погружения (Fox, Mitchell, 1953).

3.5. ИЗМЕНЕНИЯ СКОРОСТИ АКТИВНОГО ДВИЖЕНИЯ

Соотношения между скоростями активного и пассивного перемещения, полученные в разделе 3.4, справедливы лишь для достаточно больших промежутков времени, во всяком случае превышающих сутки. Скорость активного движения определяется поведением (Павлова и др., 1982) и поэтому в еще большей мере, чем скорость гравитационного оседания, зависит от факторов среды. В данном разделе излагаются сведения о зависимости двигательной активности и скорости активного движения от некоторых физических и биологических условий.

3.5.1. Влияние температуры

В диапазоне значений температуры, соответствующих температурным условиям обитания организмов в природе, при более высоких константных значениях температуры (или при достаточно низкой скорости ее увеличения), как правило, наблюдается монотонное увеличение скорости биологических процессов. Это подтверждается исследованиями частоты (см.: Проссер, Браун, 1967; Widdows, 1973) и мощности (см.: Harvey, 1928) сердечных сокращений у различных животных, скорости фильтрации у двуствор-

Таблица 3.2

Частота плавательных движений L. kindti (гц) при разной температуре (каждое число основано на 30 измерениях) (Рудяков, 1979в)

10°		15°		20°	
2,64	1,05	2,11	2,49	2,33	2,57
2,25	1,74	2,66	2,10	2,36	3,19
2,16	2,17	2,68	2,08	3,15	2,37
1,69	1,35	2,24	2,48	3,05	3,44
1,39	1,97	2,38	2,75	3,16	2,36
1,89	1,18	2,56	2,55	3,23	2,84
1,75	1,80	1,71	2,99	3,15	2,61
1,72	1,81	1,54	1,42	3,49	2,26
2,17		1,45		2,51	
В среднем 1,81		2,25		2,83	

чатых моллюсков (см.: Проссер, Браун, 1967), скорости движения диатомей (Hopkins, 1963), членистоногих (Welsh, 1932; см.: Кашкаров, 1945) и, возможно, рыб (см.: Sullivan, 1954; Павлов, Сабуренков, 1974), частоты биения ножек балянусов (Southward, 1962), скорости потребления животными кислорода (см.: Виленкин, Виленкина, 1979), частоты дыхательных движений и общей активности рыб (Breder, 1951; Horn, Riggs, 1973), а также активности ракообразных (Fuss, Ogren, 1966).

Результаты измерения частоты гребных движения Leptodora kindti после 14–16-часовой акклимации к температуре 10, 15 и 20° приведены в табл. 3.2. Зависимость частоты от температуры в области определения, соответствующей температурным условиям обитания этого вида в природе, может считаться линейной. Интерполяционная формула для этой зависимости имеет вид

$$f = 0{,}763 + 0{,}102\,T, \qquad (3.3)$$

где f – частота, гц, и T – температура, °С.

Ошибка коэффициента регрессии равна 0,015. Из приведенной формулы следует, что при изменении температуры акклимации на 10° частота взмахов антенн меняется приблизительно на 1 гц, или в 1,6 раза в диапазоне от 10 до 20°

Зависимость скорости биологических процессов от температуры в условиях достаточно длительной акклимации, видимо, представляет собой результат изменения скорости межмолекулярных взаимодействий и не имеет отношения к терморецепторным способностям животных. Подобное влияние температуры может иметь важное экологическое значение. Однако у животных имеются механизмы, способные до некоторой степени компенсировать соответствующие изменения скорости отдельных процессов. Например, при низких постоянных значениях температуры уменьшение частоты периодов активности у Conchoecia atlantica и C. striola сопровождается увеличением средней длительности этих периодов (Рудяков, 1975б). Поэтому изменение средней скорости движения оказывается небольшим.

Во время перехода температуры на новый уровень происходит и другой

процесс, связи которого с механизмом терморецепции более определенны. Он состоит в том, что скорость изучаемого процесса в переходный период может оказаться больше или меньше как начального, так и конечного значения (Grainger, 1958; Ивлева, 1981). Например, частота импульсов в холодовых нервных волокнах временно возрастает в процессе охлаждения, а в процессе нагрева временно снижается; в тепловых волокнах наблюдается обратная картина (Herter, 1962). У карпа частота дыхательных движений временно увеличивается при переносе рыбы в более теплую воду (Meuvis, Heuts, 1957). Аналогично меняется частота сердечных сокращений у некоторых моллюсков (Segal, 1962). Двигательная активность Conchoecia atlantica (Рудяков, 1975б) в данный момент определяется не только температурой в этот же момент времени. Оказывается весьма существенным температурный режим в предшествующий период: при одной и той же температуре частота вспышек активности будет больше у того животного, которое до этого находилось в более теплой воде (рис. 3.4). Кроме того, при охлаждении со скоростью около 0,1° в минуту частота вспышек активности увеличивается в среднем в 1,7 раза (максимально в 2,7 раза) по сравнению с частотой при начальной температуре.

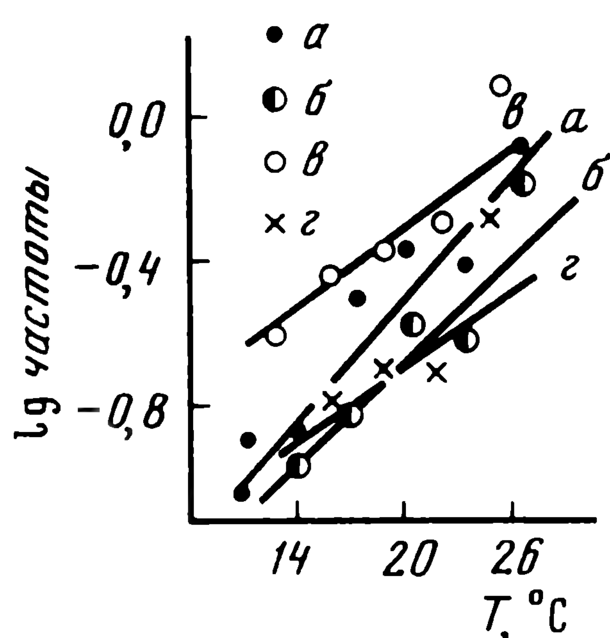


Рис. 3.4. Частота вспышек активности Conchoecia atlantica (Рудяков, 1975б)

а – при постоянных значениях температуры во время нагрева; *б* – то же, во время охлаждения; *в* – во время изменения температуры (со скоростью ≈ 0,1 град $мин^{-1}$) при охлаждении; *г* – то же, при нагреве

Судя по наблюдениям в лаборатории (Calaban, Makarewicz, 1982) и в природе (см. раздел 4.2), описанные эффекты температуры могут оказывать существенное влияние на ход вертикальных перемещений животных в условиях температурной стратификации. Но характер изменения двигательной активности в процессе изменения температуры различен у разных животных (Рудяков, 1979в; Gerritsen, 1982), и какие-либо обобщения здесь пока невозможны. Справедливость этого заключения подтверждают исследования поведения зоопланктона в вертикальной термоградиентной установке высотой 50 см с перепадом температуры от 10 до 40°, проведенные совместно с А.Н. Заикиным в 1973 г. на борту НИС "Дмитрий Менделеев". Попавшие в теплую воду копеподы покидают верхнюю часть установки, совершая серию скачков, тогда как остракоды в подобной ситуации прекращают плавательные движения и перемещаются в зону комфортной температуры в результате пассивного погружения. Пассивный тип реакции на резкое повышение температуры характерен и для личинок краба Callinectes sapidus (McConnaughey, Sulkin, 1984).

3.5.2. Влияние давления

В литературе, посвященной физиологии пелагических животных, имеются сведения о влиянии давления на уровень двигательной активности (Teal, 1971; MacDonald et al., 1972; MacDonald, Gilchrist, 1978; Cragg, 1980; Schembri, 1982).

В большинстве экспериментов был отмечен рост двигательной активности при повышении давления и подъе: животных к поверхности; с уменьшением давления активность животных с отрицательной плавучестью уменьшается и начинается пассивное погружение (Hardy, Paton, 1947; Hardy, Bainbridge, 1951; Digby, 1961; Knight-Jones, Morgan, 1966). Найт-Джонс и Касим (Knight-Jones, Qasim, 1955), наблюдавшие это явление, писали о важности этого механизма регуляции глубины обитания организмов с высоким удельным весом и с перемежающейся двигательной активностью. Эту точку зрения разделяет и Райс (Rice, 1964).

Такие результаты получены не у всех исследованных животных. Так, потребление кислорода у эвфаузиид и некоторых видов бентосных животных не зависит от давления (Teal, 1971). Такой же вывод был получен при исследовании дыхания нескольких видов мигрирующих ракообразных (Pearcy, Small, 1968) и двигательной активности глубоководной остракоды Gigantocypris (MacDonald et al., 1972).

Способность пелагических животных к барорецепции не вызывает сомнений. Однако ею обладают и те виды, для экологии которых изменения давления совершенно не характерны, например, личинки амфибий (MacDonald et al., 1972). Кроме того, во многих экспериментах увеличение двигательной активности или любые другие изменения поведения регистрируются при давлении, которое соответствует глубине, существенно превышающей глубину обитания исследуемых животных. Например, эта глубина равна 950 м для Limacina sp., 2300 м для Calanus finmarchicus и 1500 м для Pontella sp. (George, Marum, 1974). В ходе экспериментов, проведенных совместно с А.Н. Заикиным в 57-м рейсе НИС "Витязь", поведение поверхностных копепод нескольких видов оставалось неизменным при увеличении давления до 150 ат. Вопреки убеждениям В.Г. Богорова (1974), внутренние волны вызывают значительные вертикальные перемещения зоопланктона и рыб (Чиндонова, Шулепов, 1965; Макштас, Сабинин, 1972; Муравьев, 1984). И, наконец, увеличение двигательной активности, о котором идет речь, если и наблюдается, то лишь в течение нескольких минут после увеличения давления (Teal, 1971) и не приводит к изменениям хода вертикальной миграции Daphnia magna в экспериментальном сосуде даже при увеличении давления до 40 ат (Lincoln, 1970).

В свете приведенных фактов влияние давления на средний уровень двигательной активности не представляется существенным.

3.5.3. Влияние освещенности и проявление суточного ритма активности

Вертикальная компонента скорости активного движения может изменяться либо в связи с изменением скорости движения как таковой, либо из-за изменения эффективности факторов, ориентирующих движение. Известны два основных механизма ориентации: по направлению на источник света и по направлению силы тяжести. Фото- и геотаксическим

реакциям планктонных животных посвящено огромное число работ (Pardi, Papi, 1961), однако лишь в редких случаях такие реакции удается рассмотреть в чистом виде. Дело в том, что в естественных условиях и в большинстве проведенных экспериментов преобладает освещение сверху. Поэтому положительный фототаксис неотличим от отрицательного геотаксиса, и наоборот. Кроме того, из-за наличия у организма положительной или отрицательной плавучести изменения двигательной активности приводят к вертикальным перемещениям, которые классифицируются как положительный или отрицательный фото- или геотаксис. Это смешение понятий известно специалистам (Verwey, 1966) и крайне затрудняет использование экспериментальных данных для анализа естественных ситуаций.

Действие света может быть весьма разнообразным. Прежде всего свет – это ориентирующий фактор, эффективность которого меняется в течение суток. Кроме того, с ритмом внешней освещенности связан ритм питания, влияние которого на среднюю скорость движения будет показано в разделе 3.5.5. И, наконец, уровень освещения может менять скорость движения фотокинетически, т.е. непосредственно (Blaxter, 1973; Forward, 1974; Gerritsen, 1978). Влияние освещенности и ее суточных колебаний на скорость движения может быть и косвенным. Известно, что двигательной активности животных часто присущ эндогенный циркадный, т.е. околосуточный, ритм, сохраняющийся у организмов, изолированных от внешних ритмических сигналов (Aschoff, 1960; Бюннинг, 1961; Чернышев, 1984). Существование такого ритма у планктонных животных предполагалось еще в начале текущего столетия (Esterly, 1917; Russel, 1927) и бесспорно доказано исследованиями последних 20 лет (Harris, 1963; Enright, Hamner, 1967). По-видимому, как и в случае насекомых (Чернышев, 1984), ритм внешней освещенности имеет ведущее значение в формировании ритма активности пелагических животных, выступая в качестве синхронизатора ритмов отдельных особей и определяя приуроченность тех или иных процессов к определенному времени суток.

3.5.4. Влияние концентрации планктона

Концентрация планктона может оказывать влияние на уровень обмена (Павлова, 1977) и двигательную активность пелагических животных.

В табл. 3.3 приведены изменения средней скорости и относительной длительности активной фазы, наблюдавшиеся у Pleuromamma xiphias при изменении числа особей в измерительной камере.

Средняя скорость увеличивается с ростом числа особей, но лишь до некоторого предела, после достижения которого вновь уменьшается. Что же касается длительности активной фазы, то она проявляет общую тенденцию к увеличению с увеличением числа особей в камере. Кроме того, с изменением числа особей резко меняется форма распределения скоростей их движения, а именно при числе особей от 4 до 20 распределение имеет второй максимум в области 30 мм $с^{-1}$, исчезающий при дальнейшем росте числа особей (см. рис. 3.2). Это дает веские основания для включения концентрации планктона в число факторов, определяющих подвижность пелагических животных. Однако эксперименты на пелагических

Таблица 3.3

Влияние концентрации особей P. xiphias на оценку средней скорости и относительную длительность активной фазы (Заикин, Рудяков, 1976а)

Показатель	Число особей в камере				
	4	10	15	20	24
Число измерений	48	131	210	245	360
Скорость, мм · c^{-1}	17,4	18,2	19,6	17,1	15,4
Относительная длительность активной фазы	0,11	0,19	0,18	0,16	0,20

остракодах (Рудяков, 1981) показали, что двигательная активность и уровень обмена последних не зависят ни от средней по объему сосуда плотности животных, ни от фактического расстояния между особями.

Возможное объяснение противоречивости экспериментальных данных можно видеть в различном характере защитно-оборонительной реакции особей разных таксономических групп. Характерная реакция плывущей остракоды на механическое или тепловое (см. с. 52) раздражение сходна с поведением пресноводной кладоцеры Bosmina при нападении хищника (Kerfoot, 1978) и состоит в прекращении плавательных движений и пассивном погружении, тогда как защитной реакцией копеподы служит скачок, выполняемый со скоростью, в десятки раз превышающей обычную скорость плавания. При превышении определенной объемной плотности особей и выполнении некоторых других критических условий, к которым можно отнести скорость плавания и продолжительность периодов активности, перемещение одной особи приведет к нескольким столкновениям с другими, находившимися до того в состоянии покоя. В случае копепод каждая из этих особей перейдет в активное состояние и процесс увеличения двигательной активности может захватить всех животных, находящихся в сосуде, приобретая характер цепной реакции (Пионтковский, 1977). В случае остракод переход в активное состояние происходит не всегда, а при столкновении движущихся особей друг с другом или со стенкой сосуда часто наблюдается прекращение плавательных движений, что препятствует дальнейшему распространению возбуждения.

Изложенные материалы свидетельствуют о важности обилия планктона как фактора, определяющего уровень двигательной активности особей некоторых видов пелагических животных. Однако разнообразие поведения представителей разных таксономических групп препятствует более определенным заключениям.

3.5.5. Влияние концентрации пищевых частиц

Количество пищи оказывает существенное влияние на двигательную активность планктонных животных (Павлова, Царева, 1977). Можно полагать, что эта зависимость есть следствие изменения поведения животного при обнаружении пищи.

Влияние пищи, присутствие которой определяется по колебаниям воды

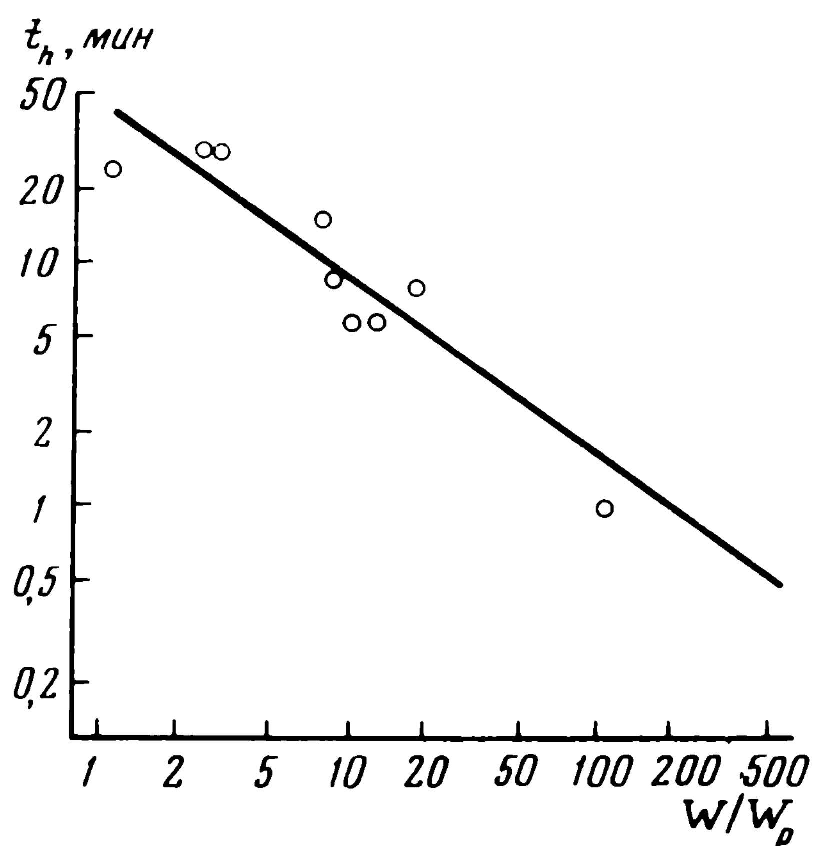


Рис. 3.5. Зависимость продолжительности поедания t_h от соотношения весов животного и пищевой частицы W/W_p (Рудяков, Цейтлин, 1982)

или хеморецепторно, может вызывать изменения частоты скачков копепод (Buskey, 1984) или соотношения длительности периодов покоя и активного движения (Пионтковский и др., 1983; Cowles, Strickler, 1983). Кроме того, на среднюю скорость движения влияют частота захвата и время поедания относительно крупных частиц пищи. Так, исследования процесса питания пресноводных копепод (Дзюбан, 1973) показали, что рачки прекращают плавательные движения во время поедания пищи и погружаются на дно сосуда. По устному сообщению Е.Г. Перуевой, изучавшей в экспериментальных условиях питание Calanus glaclalis,, такое поведение характерно и для морских копепод. Для пелагических остракод имеются собственные аналогичные наблюдения. После того как поедание пищевой частицы закончено, активные плавательные движения возобновляются до встречи новой пищевой частицы и процесс повторяется. В результате соотношение длительностей периодов покоя и активного движения нарушается и средняя по времени скорость активного движения уменьшается тем значительнее, чем больше продолжительность поедания пищевых частиц.

Эксперименты (Дзюбан, 1937; Fryer, 1957; Lillelund, Lasker, 1971; Монаков, 1976; Петипа, Островская, 1977; Kerfoot, 1978) показывают, что длительность поедания пищевой частицы варьирует в очень широких пределах. По этим результатам, а также по данным Е.Г. Арашкевич и А.В. Монакова построена кривая (рис. 3.5) зависимости времени поедания t_h (мин) от соотношения весов животного и пищевой частицы W/W_p и получено уравнение регрессии

$$t_h = 46(W/W_p)^{-0,73} \qquad (3.4)$$

К сожалению, эмпирические сведения о значениях t_h являются результатом попутных наблюдений и весьма немногочисленны. Поэтому ошибка показателя степени в формуле (3.4) довольно велика – 0,11 при числе степеней свободы, равном 9. Для изучения этой важной характеристики пелагических животных требуются специальные исследования.

Средняя скорость активного движения пелагических животных вполне сопоставима со скоростью их пассивного погружения и в среднем превышает ее в 4–6 раз. Вертикальная компонента скорости активного движения в 2–3 раза меньше и направлена против направления силы тяжести. В движении животные проводят около 30% времени. Полученное соотношение скоростей активного и пассивного (гравитационного) перемещения, обеспечивающее постоянство глубины обитания, справедливо лишь в

среднем для достаточно больших промежутков времени. Оно может оказаться нарушенным при изменениях температуры, обилия планктона и пищевых частиц. Кроме того, суточный ритм освещенности формирует суточный ритм двигательной активности и, следовательно, вызывает колебания этого соотношения, имеющие суточный характер.

Глава 4

СУТОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

Изложенные в главе 1 общие закономерности вертикального распределения характеризуют состояние популяций в среднем за некоторый промежуток времени или в среднем по данным многих серий ловов. Профили вертикального распределения, построенные по данным ловов, взятых в отдельные моменты времени, могут значительно отличаться как от теоретического среднего профиля, так и друг от друга. Одна из причин этого варьирования состоит в пятнистом, или аггрегированном, распределении планктона в водной толще и представляет собой случайную компоненту стохастической временно́й изменчивости среднего профиля. Закономерную компоненту, или тренд, в данном случае представляют периодические изменения параметров распределения – суточные, сезонные и возрастные миграции. Предлагаемая глава посвящена суточным вертикальным миграциям.

Суточные изменения глубины обитания пелагических животных были замечены естествоиспытателями еще в начале прошлого века. Через 100 лет появилась первая сводка, обобщающая накопившиеся данные (Franz, 1912). С тех пор работы обзорного характера с включением новых сведений и с пересмотром старых результатов начинают появляться довольно регулярно (Cushing, 1951; Мантейфель, 1960; Bainbridge, 1961; McLaren, 1963, 1974; Raymont, 1963; Banse, 1964; Hutchinson, 1967; Виноградов, 1968; Mauchline, Fisher, 1969; Bougis, 1974). Обширный список обзоров позволяет избежать пересказа и цитирования всех работ и уделить внимание лишь основным результатам исследований.

4.1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ И ОПИСАНИЕ ХОДА СУТОЧНОЙ МИГРАЦИИ

Суточной вертикальной миграцией следует называть периодические вертикальные перемещения организмов с периодом, равным 24 ч (Рудяков, 1977б). Это вполне очевидное определение представляется важным для последующего изложения по трем причинам. Во-первых, оно позволяет исключить из рассмотрения известные случаи "мнимой миграции", объясняемой избеганием планктонными животными орудий лова в светлое время суток. Здесь будут рассмотрены лишь истинные перемещения, существование которых доказано материалами обработки серий ловов с разных глубин, перекрывающих весь диапазон вертикального распределения изучаемой группы особей. Во-вторых, признание суточной миграции периодическим процессом позволяет не рассматривать изменения глубины обитания неизвестного периода, описанные как суточные миграции Т.С. Пети-

Таблица 4.1

Изменение средней глубины (м) вертикального распределения различных групп особей C. sinuosa (Рудяков, 1971а)*

Время суток, ч	Группа**							
	♀	♂	♀ + ♂	> 42	34–42	28–33	23–27	17–22
23	44	35	38	38	49	59	56	32
01	19	56	31	44	51	52	49	45
03	54	40	41	42	43	53	61	55
05	130	119	132	120	123	120	107	119
07	⩾ 191	⩾ 190	⩾ 190	162	161	158	159	144
09	⩾ 194	⩾ 197	⩾ 195	162	166	150	154	149
11	⩾ 232	⩾ 234	⩾ 231	⩾ 199	⩾ 197	⩾ 183	166	169
13	⩾ 239	⩾ 236	⩾ 238	⩾ 241	⩾ 243	⩾ 193	140	167
15	141	170	151	156	176	183	147	152
17	50	51	50	77	75	92	85	92
19	60	73	65	71	77	80	73	54
21	50	62	54	70	63	69	56	63
23	59	63	61	82	78	89	73	65
01	46	47	45	77	75	60	71	57

* Данные о глубине дневного нахождения старших возрастных групп могут рассматриваться только в качестве минимальных, так как в это время часть особей, видимо, опускается глубже слоя, охваченного наблюдениями.

** Размер личинок дан в числе делений окулярного микрометра с ценой деления 0,025 мм.

па (1981) и, по-видимому, обязанные своим существованием неоднородностям пространственного распределения планктона. В-третьих, периодический характер процесса суточной миграции требует описания этого явления в терминах, принятых в соответствующих разделах математики и физики.

О вертикальных перемещениях однородной группы пелагических организмов можно судить по изменениям центральной тенденции вертикального распределения этой группы, т.е. по изменениям средней арифметической, медианы или моды (Рудяков, 1971 б). Как и в случае других периодических процессов, изменения средней глубины обитания z_t при суточной миграции могут быть описаны уравнением типа

$$\bar{z}_t = \bar{z} + A \cos \left(- \frac{2\pi}{k} t - \theta \right). \qquad (4.1)$$

Здесь z служит оценкой средней глубины, относительно которой происходят колебания, и характеризует среднюю глубину обитания особей изучаемой группы (см. раздел 1.1.1). Оценкой размаха колебаний служит удвоенное значение амплитуды A. Фаза θ определяет время от начала цикла до момента достижения функцией максимального значения. Это время равно $k\theta / 2\pi$ (k равно числу интервалов, на которые поделен период, а t последовательно принимает значения $0, 1, 2, \ldots, k - 1$).

По-видимому, условия могут настолько изменить ход миграции, что для его адекватного описания окажется недостаточно синусоиды. В таких слу-

чаях потребуется включение в уравнение (4.1) гармонических составляющих. Элементарное изложение соответствующих методов может быть найдено в работе Блисса (Bliss, 1958), а их применение к данным о вертикальном распределении планктона – в статье Ю.А. Рудякова (1971б).

Теоретически картина суточной миграции должна определяться степенью согласованности вертикальных перемещений отдельных особей (Rudjakov, 1970; Pearre, 1979), и при полной десинхронизации индивидуальных ритмов объемная плотность особей на любой глубине не будет зависеть от времени суток. Для практической проверки этих построений необходимы наблюдения за движением отдельных животных.

Суточные вертикальные миграции описаны для водных животных всех уровней организации начиная от простейших и кончая рыбами. В подавляющем большинстве известных случаев мигрирующие животные в темное время суток находятся вблизи верхней границы слоя, в котором они живут, а в светлое время – в более глубоких слоях. При этом у мезопланктона подъем обычно начинается около полудня, а спуск – около полуночи. Примером могут служить миграции Metridia gerlachei (рис. 4.1), Cypridina sinuosa (табл. 4.1), а также Metridia ochotensis (Виноградов, 1968), Euchaeta acuta и Pleuromamma abdominalis

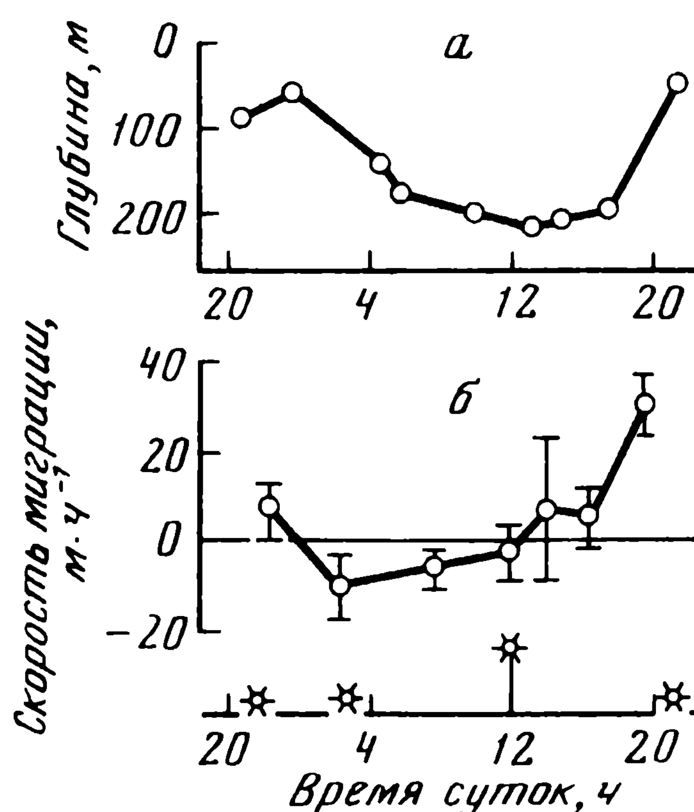


Рис. 4.1. Суточные изменения средней глубины обитания (*а*) и средней скорости вертикальной миграции (*б*) самок Metridia gerlachei (Рудяков, Воронина, 1973)

На нижней шкале времени отмечены моменты полудня, восхода и захода солнца. Вертикальными линиями обозначены 1%-ные доверительные интервалы средней скорости миграции

(Hure, Scotto di Carlo, 1974). Миграции такого типа совершает и Parathemisto japonica (Семенова, 1974). Известны случаи пребывания у поверхности вечером, а на глубине – в утренние часы. К этому типу предположительно может быть отнесена миграция Oithona setigera (Рудяков, 1971б). Есть описания обращенных или инвертированных миграций, при которых животные находятся в верхних слоях днем и в глубине – ночью. Такое поведение отмечено, например, для Podon polyphemoides (Bosch, Taylor, 1973) и Spinocalanus neospinosus (Hure, Scotto di Carlo, 1974). В некоторых случаях животные довольно много времени проводят вблизи верхней и (или) нижней границы населенного ими слоя. Длительное пребывание в поверхностных слоях в темное время суток часто сопровождается временным погружением популяции около полуночи. Кушинг (Cushing, 1951) считает, что "полуночное погружение" более заметно у крупных животных, что свидетельствует о пассивности этого процесса, являющегося, по его мнению, следствием снижения двигательной активности.

Но есть данные, свидетельствующие, что такое поведение свойственно более мелким животным (Hure, Scotto di Carlo, 1974). Миграции с резко выраженным полуночным опусканием можно считать сумеречными, а их период по сути дела равен уже не 24, а 12 ч. Полусуточная миграция обнаружена у ряда форм микрозоопланктона (Заика и др., 1976), у Euphausia superba (Павлов, 1974) и у V копеподитной стадии Calanus tonsus (= C. plumchrus) (Виноградов, 1954).

Судя по результатам исследования звукорассеивающих слоев, скорость миграции вниз в 1,5 раза больше скорости подъема (Bary, 1967). Но в других случаях скорость их подъема и спуска одинакова (Komaki, Matsuye, 1956; Муравьев, 1984). В зоне Восточно-Исландского течения скорость опускания веслоногих рачков в два раза превышает скорость подъема (Грузов, 1961). Наблюдения за миграциями других видов ракообразных свидетельствуют о равенстве скоростей (Богоров, 1974) или же о том, что, как на рис. 4.1, скорость подъема больше скорости спуска (Worthington, 1931; Рудяков, 1971а; Семенова, 1974; Hure, Scotto di Carlo, 1974). Таким образом, сведения весьма противоречивы. Но в известных случаях скорости подъема и опускания различаются не более чем в 1,5–2 раза. Поэтому в среднем их соотношение можно, вслед за М.Е. Виноградовым (1968), принять равным единице. Такое же соотношение получено при моделировании вертикальной суточной миграции на ЭВМ (см. раздел 4.4).

Мнение о широкой распространенности вертикальных миграций среди пелагических организмов (Богоров, 1974) не было результатом обобщения каких-либо материалов и не аргументировано результатами расчетов или экспериментов. Напротив, полевые данные иногда свидетельствуют о весьма умеренных суточных колебаниях биомассы сестона. Например, на двух станциях в западной тропической части Тихого океана они прослеживались лишь до глубины 50–70 м (Виноградов, Рудяков, 1971). Этот результат может быть истолкован как свидетельство преобладания в планктоне этого района немигрирующих и слабо мигрирующих животных. Сходные результаты получены для планктона Средиземного моря (Сажина, Балдина, 1975).

Миграции большинства массовых форм Охотского и Берингова морей также ограничиваются верхними 50–100 м (Виноградов, 1954).

На рис. 4.2 показано относительное число видов веслоногих рачков, совершающих миграции определенного размаха вблизи Канарских островов, вычисленное по материалам рейса "SOND" судна "Дискавери" (Roe, 1972). Оценкой размаха суточных перемещений здесь служит разность значений средней глубины нахождения вида днем и ночью, причем отрицательные значения свидетельствуют о миграции обращенного типа. Средний размах миграции, вычисленный по этим данным, оказался равным 80 м, но размах миграций максимального числа видов составляет от –50 до + 50 м, т.е. в среднем близок к нулю (Рудяков, Цейтлин, 1976). Аналогичные данные для других групп пелагической фауны (Рудяков, Цейтлин, 1976; Рудяков, 1979 б) позволяют заключить, что обращенные миграции совершаются относительно небольшим числом видов, представленных малым числом особей. Их наличие в распределении может быть следствием относительно большой общей ошибки методов лова и обработки.

Поэтому роль обращенных миграций в общей картине суточных перемещений можно считать несущественной.

По данным экспедиции SOND (Рудяков, Цейтлин, 1976), миграции обычного типа с размахом более 100 м совершают 32% калянид (по биомассе). Если считать, что в тропиках каляноиды составляют около 40% сетного зоопланктона в верхних 1000 м (Виноградов, 1968) и пренебречь миграциями всех прочих животных, то окажется, что миграции с размахом более 100 м совершают 13% зоопланктона. Эта грубая оценка хорошо совпадает с величиной (10%), полученной М.Е. Виноградовым (1955).

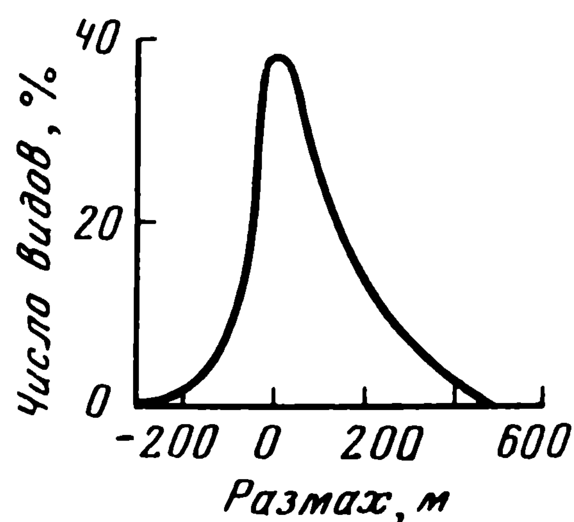


Рис. 4.2. Распределение числа видов копепод Calanoida по размаху совершаемых ими суточных вертикальных миграций (Рудяков, Цейтлин, 1976).

Значения среднего размаха миграций (м) некоторых крупных таксономических групп пелагических животных района Канарских островов "по видам" (т.е. без учета числа особей каждого вида) и "по численности" (т.е. после введения весовых коэффициентов, пропорциональных обилию каждого вида) таковы (Рудяков, 1979 б):

Группа	По видам	По численности
Copepoda	75	63
Ostracoda	25	27
Euphausiacea	95	79
Amphipoda	17	97
Decapoda	292	313
Myctophidae	330	346
Gonostomatidae + Sternoptychidae	35	38

Различия оценок размаха "по видам" и "по численности", как правило, невелики. Это значит, что размах миграций и обилие изменяются от вида к виду в пределах каждой таксономической группы более или менее независимо. Исключение представляют амфиподы, среди которых вид Primno macropa наиболее обилен (52% общей численности амфипод) и совершает миграции с размахом 150–200 м.

В пределах выделенных таксономических групп активные мигранты распределены по родам и семействам как будто не случайно. Например, среди эвфаузиид признаки совершения обращенных миграций обнаружены только у видов рода Stylocheiron, а среди копепод миграции наибольшего размаха совершают виды семейств Aetideidae (в среднем 161 м), Euchaetidae (100 м) и Metridiidae (83 м), тогда как виды других семейств, как правило, совершают миграции небольшого размаха (Рудяков, 1979б).

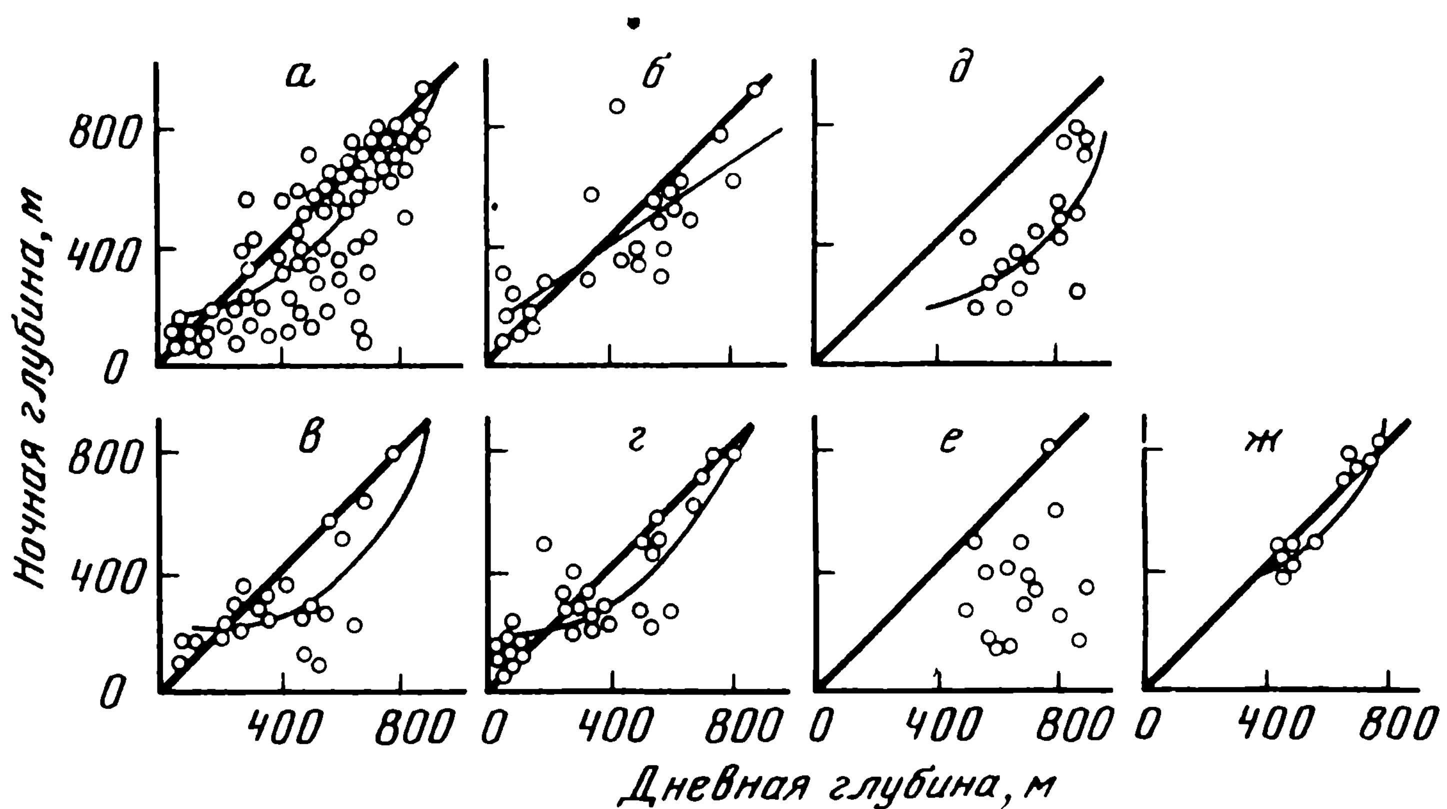


Рис. 4.3. Связь значений дневной и ночной средней глубины обитания пелагических животных (Рудяков, 1979 б)

Толстая линия – отсутствие миграций; тонкая линия – полиноминальная аппроксимация эмпирических данных в случае ее достоверности: *а* – копеподы; *б* – остракоды; *в* – эвфаузииды; *г* – амфиподы; *д* – декаподы; *е* – миктофиды; *ж* – гоностоматиды и стерноптихиды

Судя по материалам экспедиции SOND (Рудяков, 1979 б), максимальный размах миграций характерен для видов с дневной глубиной обитания порядка 400–700 м (рис. 4.3). При дальнейшем увеличении дневной глубины размах миграций уменьшается. Конечно, это уменьшение может быть обусловлено принятым при сборе материала ограничением максимальной глубины ловов. Однако не исключено, что этот факт, отмеченный и другими исследователями (Angel et al., 1982), есть следствие уменьшения амплитуды суточных колебаний освещенности при увеличении глубины и соответствующей десинхронизации суточных вертикальных перемещений отдельных особей, если такие периодические перемещения вообще имеют место.

В общем миграции наибольшего размаха совершают такие относительно крупные животные, как миктофиды и высшие ракообразные, и с увеличением размера (Brooks, Mullin, 1983) и возраста и размах, и скорость миграции обычно увеличиваются. Эта тенденция хорошо видна в изменениях средней глубины обитания Cypridina sinuosa (см. табл. 4.1). В темное время суток ближе всего к поверхности находятся половозрелые особи и личинки размером 17–22. К 5 часам утра, т.е. к моменту восхода солнца, популяция достигает глубины 110–130 м, причем половозрелые особи уже находятся глубже личинок. В течение последующих шести часов крупные половозрелые особи обгоняют личинок все больше и больше, так что в конце погружения разрыв между ними достигает по крайней мере 60 м. Однако уже к 15 ч поднимающиеся к поверхности половозрелые особи догоняют личинок и к 17 ч достигают глубины ночного нахождения, тогда как подъем личинок продолжается до 19 ч. В результате указанных перемещений размах суточных вертикальных миграций составляет около 110–130 м у особей размером 17–22 и, нелинейно увеличиваясь с возрастом, достигает как минимум 200 м у половозрелых особей. Такой же характер изменения размаха миграции с возрастом отмечен для несколь-

ких видов копепод (Тимонин, 1975; Huntley, Brooks, 1982; Krause, Trahms, 1982) и эвфаузиид (Brinton, 1979; Hirota et al., 1984).

В ходе вертикальных перемещений форма распределения особей по глубине может существенно меняться. Есть основания предполагать, что дисперсия и асимметрия вертикального распределения однородных групп особей изменяются в течение суток закономерно (Рудяков, 1971а), но разные виды ведут себя в этом отношении различно (Тимонин, 1975), и поэтому при усреднении показателей асимметрии и эксцесса по отдельным таксономическим группам (см. раздел 1.2.1) существенные суточные изменения не обнаруживаются.

Иногда наблюдается расслоение мигрирующей популяции (Vives, 1970; Hure, Scotto di Carlo, 1974). Подобное поведение доказывает физиологическую неоднородность изучаемой группы (см. с. 8) и необходимость раздельного рассмотрения выделяющихся подгрупп.

4.2. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ХОД СУТОЧНОЙ ВЕРТИКАЛЬНОЙ МИГРАЦИИ

Очевидно, размах суточной вертикальной миграции может быть ограничен глубиной водоема. Известны примеры концентрации пелагических организмов в придонном слое, если миграция происходит в районах подводных гор или в области континентального шельфа (Longhurst, 1976a). Такой контакт бентосных и пелагических популяций ведет к увеличению смертности последних. Это явление может быть причиной образования промысловых скоплений хищников в районах поднятий дна (Isaaks, Schwartzlose, 1965; Кашкин, 1984) и отсутствия океанических видов с большим размахом миграции в зонах обширного континентального шельфа. Примером могут служить пелагические остракоды Бенгельского течения (Iles, 1953), не встречающиеся в прибрежье на глубине менее 200 м.

Данные о влиянии других внешних условий на ход суточной миграции весьма противоречивы. В наибольшей степени это относится к сведениям о влиянии освещенности.

Противоречие заключено уже в самом факте существования как обычных, так и обращенных миграций. Для таких хорошо изученных видов, как Calanus finmarchicus, есть сведения о миграциях и обычного, и обращенного типа (Gardiner, 1933; Marshall, Orr, 1955). В одном из озер Шотландии дафнии большого и среднего размера совершали обычные миграции, а мелкие особи того же вида – обращенные (Southern, Gardiner, 1926, 1932). Многих пелагических животных, поднимающихся вечером к поверхности, привлекают искусственные источники света, что используется для промысла некоторых рыб. Этим хорошо известным фактам противоречат наблюдения (Blaxter, Currie, 1967), доказывающие смещение звукорассеивающих слоев при включении источника света (смещение в направлении от источника). Известным данным о подъеме планктона и звукорассеивающих слоев при солнечных затмениях (Петипа, 1955; Backus et al., 1965), противоречат результаты других исследований такого рода (Skud, 1968; Caruthers et al., 1972). Общепринятое мнение об опускании планктона в лунные ночи (Moore, 1950; Donaldson, 1975) противоречит результатам более ранних исследований, показавших, что при ярком лун-

ном свете планктон концентрируется в тонком поверхностном слое и рассеивается при увеличении облачности (Waldvogel, 1900; Lozeron, 1902).

Влияние градиента температуры, солености, плотности и обилия пищи обычно не удается исследовать дифференцированно, и поэтому имеющиеся сведения довольно неопределенны. К.В. Беклемишев (1969) считал, что звукорассеивающие слои при ночном подъеме не проходят сквозь термоклин в верхний перемешанный слой. М.Е. Виноградов (1968) возражает против столь категоричной формулировки, считая, что "действие термоклина обычно ограничивается ослаблением, демпфированием миграций, а не их прекращением..." (с. 103) и приводит факты, подтверждающие эту точку зрения (Виноградов, 1974). Известны случаи, когда слой температурного скачка представляет несомненную экологическую преграду (Hansen, 1951; Тимонин, Воронина, 1975; Calaban, Makarewicz, 1982; Gerritsen, 1982). Однако можно привести примеры концентрации животных в слое максимального градиента температуры (Angel, 1968; Виноградов, Шушкина, 1980). И, наконец, имеется хорошо аргументированное мнение, что вертикальные перемещения подавляются не столько градиентом температуры, сколько сопутствующими изменениями солености (Banse, 1964). Нет единого мнения о характере и степени влияния слоя кислородного минимума и градиента плотности (Виноградов, 1968; Harder, 1968).

В связи с влиянием слоя температурного скачка представляют большой интерес суточные миграции Cypridina sinuosa (Рудяков, 1971а). Возвращаясь к табл. 4.1, можно видеть, что с 7 до 9 ч средняя глубина нахождения всех групп особей остается практически неизменной, а затем, во всяком случае у старших особей, вновь начинает возрастать с весьма значительной скоростью. Несмотря на то, что задержка погружения происходит в слое максимальных гидрологических градиентов, она не может быть объяснена снижением скорости пассивного погружения из-за увеличения плотности и вязкости воды, так как в этом случае погружение продолжалось бы со все уменьшающейся скоростью. По-видимому, единственным объяснением задержки погружения в слое скачка, отмеченной, в частности, и М.Е. Виноградовым (1954) для некоторых видов зоопланктона дальневосточных морей СССР, может быть изменение поведения животных (Banse, 1964; Беклемишев, 1969), выражающееся во вре́менном увеличении двигательной активности, приводящем к активному торможению погружения. Эксперименты по изучению влияния температуры на двигательную активность пелагических остракод (см. раздел 3.5.1) подтвердили это предположение.

Как было показано в разделе 3.5.5, планктонные ракообразные прекращают активные плавательные движения во время поедания схваченных пищевых частиц. Поэтому слой повышенной концентрации пищевых объектов неизбежно должен ограничивать подъем мигрирующей популяции. Достигнув этого слоя и встретив пищу, поднимавшееся животное прекращает или замедляет плавательные движения и, следовательно, начинает погружаться. После того как поедание пищи закончено, активные плавательные движения возобновляются до встречи с новой пищевой частицей. Естественно, чем больше плотность пищевых объектов в слое, тем меньше вероятность пройти этот слой, не встретив добычи. Поэтому увеличение плотности пищи в слое должно привести к увеличению положительной

асимметрии вертикального распределения поднимающихся животных и к увеличению средней глубины их нахождения во время максимального подъема к поверхности. Таким образом, глубина ночного нахождения мигрирующих животных должна зависеть от положения и степени выраженности слоя концентрации пищевых частиц и от обилия пищи в нем. Изменение этих факторов может быть одной из причин несовпадения глубины ночного нахождения популяции в разные сутки (Waterman et al., 1939; Рудяков, 1971а).

Противоречивость имеющихся сведений о ходе суточных вертикальных миграций может объясняться неполноценностью фактических данных. Насколько можно судить по результатам единичных многосуточных наблюдений (см., например Bosch, Taylor, 1973), процесс миграции нестационарен. Поэтому важные шаги в понимании суточных вертикальных миграций могут быть сделаны только в результате многосуточных наблюдений за изменениями вертикального распределения пелагической фауны, сопровождаемых изучением суточного хода конвективного перемешивания, внутренних волн и колебаний удельного веса организмов.

4.3. МЕХАНИЗМ СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ ПЕРЕМЕЩЕНИЙ

Одновременно с первыми специальными исследованиями суточных вертикальных миграций появились и попытки выяснения механизмов этих перемещений. Одной из первых гипотез было предположение Франца (Franz, 1912), что колебания обилия планктона в поверхностном слое объясняются избеганием планктонными животными орудий лова, достигающим максимума в светлое время суток. Последующие исследования показали, что этого объяснения недостаточно, так как уменьшение обилия на поверхности обычно сопровождается его увеличением в глубине, и наоборот. Однако избегание орудий лова несомненно находится в пределах возможностей не только крупных, но и мелких пелагических организмов (Воронина, 1958; Fleminger, Clutter, 1965). Оно неизбежно сказывается на результатах изучения вертикального распределения и суточных миграций (Brinton, 1967), и учет его влияния представляет собой пока нерешенную проблему. Другие известные теории механизма миграций можно разделить на три основные группы.

В первую группу удобно включить гипотезы, в которых миграции рассматриваются как совершенно пассивный процесс, вызываемый периодическим изменением направления или скорости переноса организмов вертикальными движениями воды. Наиболее старым предположением такого рода является гипотеза о переносе планктона конвекционными течениями (Apstein, 1896), существование которых обусловлено суточными изменениями радиационного баланса поверхности океана. Суточные колебания температуры и плотности прослеживаются до глубины порядка 50–75 м (Монин и др., 1974; Гершанович, Муромцев, 1982), и лежащие в их основе периодические процессы конвективного перемешивания, без сомнения, участвуют в формировании динамики вертикального распределения организмов. Существенное значение в жизни пелагических животных могут иметь и внутренние волны, связь которых с вертикальным распределением планктона впервые обсуждалась В.Г. Богоровым (1938, 1946). Внут-

ренние волны вызывают значительные вертикальные перемещения планктона и рыб (Banse, 1965; Бирюлин, 1955; Фукс, Мещерякова, 1959; Фукс, 1960; Valdez, 1960; Schröder, 1962; Nakayama, 1970; Макштас, Сабинин, 1972). Амплитуда этих колебаний бывает вполне сопоставима с амплитудой вертикальных миграций (Краусс, 1968), но их значение часто недооценивается планктонологами. Период внутренних волн может быть различным, есть и 24-часовая составляющая. Поэтому такой тип миграции может быть идентифицирован только при условии проведения тщательных гидрологических наблюдений.

Вторую группу составляют гипотезы, в основу которых положено существование периодических изменений скорости пассивного перемещения организмов относительно воды. Скорость перемещения зависит от вязкости воды, плавучести (т.е. разности значений плотности воды и организма), а также от размеров и формы организма. Вязкость воды сильно зависит от температуры, что и послужило основанием гипотезы Оствальда (Ostwald, 1902), считавшего, что суточные колебания температуры воды и вызванные ими изменения вязкости настолько велики, что могут существенно менять скорость пассивного перемещения и, следовательно, вызывать вертикальные перемещения организмов. Изменения плавучести могут быть вызваны суточным ходом удельного веса организмов. Подобные колебания были обнаружены у дафний и приняты как причина совершения суточных миграций (Eyden, 1923). Таких наблюдений было проведено очень немного, причем некоторые из них подтверждают (Frankenberg, 1915; Lowndes, 1938; Рылов, 1940), а другие противоречат (Fox, Mitchell, 1953; Mills, Vogt, 1984) результатам Эйден. Однако несомненно, что суточные колебания удельного веса могут формировать суточные миграции хотя бы отчасти, а в некоторых случаях, как, например, у раковинной амебы Arcella discoides, и полностью (Denton, 1963).

Третью группу составляют гипотезы, основанные на существовании изменений скорости активного движения. В настоящее время ведущую роль колебаний освещенности для феномена вертикальных миграций, по-видимому, можно считать общепризнанной (Roe, 1974; Заика и др., 1976; Stearns, Forward, 1984a,b). Но долгое время вертикальные миграции рассматривались как активные перемещения животных то вверх, то вниз в соответствии либо с периодическими изменениями внешних условий, либо с фазой энедогенного ритма. Иными словами, было принято, что для того, чтобы возникла миграция, необходимо изменение направления активного движения.

Для подтверждения справедливости этой точки зрения надо показать, что скорость миграции в естественных условиях превышает совпадающую с ней по направлению скорость пассивного перемещения под влиянием силы тяжести. При выполнении такой работы скорость миграции необходимо определять по данным многосуточных наблюдений, так как на ее оценку сильно влияет пятнистость распределения планктона. Кроме того, необходимо доказать, что изучаемые перемещения не вызваны внутренними волнами или другими периодическими процессами вертикального переноса.

Еще Рассел (Russel, 1927) допускал, что активный уход планктонных животных от света маловероятен и что наблюдаемое погружение, види-

мо, представляет собой результат угнетения локомоции. Это предположение подтверждено экспериментами Штриклера (Strickler, 1969), доказавшими, что активное движение особей вниз наблюдается редко. В лаборатории погружение копепод при увеличении освещенности представляет собой пассивный процесс, так как его скорость совпадает со скоростью анестезированных особей (Stearns, Forward, 1984b). И, наконец, в исследованных случаях скорость популяции при спуске не имеет статистически значимых отличий от скорости пассивного погружения обездвиженных особей (Rudjakov, 1970; Рудяков, 1972a, 1978; Рудяков, Воронина, 1973; Bosch, Taylor, 1973). Эти наблюдения позволяют выдвинуть в качестве непосредственных причин суточных вертикальных миграций: а) отличие плавучести мигрирующих организмов от нейтральной и б) наличие ритма двигательной активности, т.е. периодических изменений скорости активного движения (Rudjakov, 1970). Эта концепция вертикальных миграций имеет истоки еще в работах Оствальда (1902), Эвальда (Ewald, 1910, 1912) и Шаллека (Schallek, 1943), но ближе всего к ее формулировке подошел Гаррис (Harris, 1953, 1963). Окончательная формулировка этой гипотезы находится в полном соответствии с существующими представлениями о циркадной периодичности процессов жизнедеятельности (Бюннинг, 1961), вполне приложима к миграциям планктоноядных рыб (Цветков, 1974) и в состоянии объяснить большое разнообразие типов суточной миграции пелагических организмов (Rudjakov, 1970). Приведем несколько примеров.

Полуночное опускание популяций и последующий подъем на рассвете, примеры которого даны в обзоре Кушинга (Cushing, 1951), можно объяснить тем фактом, что животные часто имеют два пика активности – утренний и вечерний – с некоторым уменьшением активности около полудня у дневных видов и около полуночи – у ночных (Aschoff, 1966; Hagerman, Ostrup, 1980).

Приуроченность максимального подъема или спуска разных видов или возрастных групп к разному времени суток можно объяснить сдвигом фазы активности. Так, например, известно, что у Calanus finmarchicus максимальная активность взрослых особей наблюдается ночью, а у науплиев и копеподитов I и II – днем; у Daphnia magna – в полдень, а Euphausia superba имеет два максимума активности – днем и ночью (Harris, 1963; Петипа, 1964; Павлов, 1969). Обращенные миграции можно объяснить дневной активностью организмов. Такие случаи известны (Bosch, Taylor, 1973). Однако не исключено, что совершающие такие миграции организмы имеют ночную активность, но их плавучесть положительна, и поэтому они пассивно поднимаются днем и активно погружаются ночью.

Сезонные изменения размаха суточной миграции и тот факт, что миграции часто оказываются наиболее заметными лишь у некоторых возрастных групп особей одного вида, могут быть связаны с различной жирностью особей, существенно влияющей на скорость пассивного погружения (см. раздел 2.2.3). Так, в июле самки Calanus finmarchicus содержат 5% жира, самцы – 9% и копеподиты V – 12% (Marshall et al., 1934). В это время вертикальные миграции хорошо заметны у самок, слабее – у самцов и практически незаметны у копеподитов (Nicholls, 1933). Аналогичные результаты получены А.П. Сушкиной (1961). В соответствии с ее данными,

более жирные копеподиты IV и V вертикальных суточных миграций не совершают.

Видимое отсутствие суточной миграции у Calanus finmarchicus в условиях полярного дня (Богоров, 1938, 1946) может быть объяснено тем, что при относительно неизменном освещении вертикальные перемещения отдельных особей становятся неодновременными. Такая десинхронизация ритмов отмечена у дрозофилы и некоторых видов водных животных при постоянных или почти постоянных условиях освещения (Бюннинг, 1961; Müller, 1973), у пещерных декапод, у общественных насекомых и жителей крайнего севера в течение полярного дня и представляется вполне возможной у глубоководных животных (Park, 1940).

Если гипотеза пассивного погружения справедлива в отношении значительной части пелагической фауны, то можно ожидать связи размаха миграций со скоростью пассивного перемещения. Проверка этого предположения проведена на основе сведений о размахе миграций пелагических животных района Канарских островов (табл. 4.2) и данных о скорости погружения планктеров из различных районов Мирового океана (см. табл. 2.1). Оказалось, что среди копепод миграции наибольшего размаха (около 500 м) совершают виды рода Euchirella, а тихоокеанский вид этого рода характеризуется максимальной известной в этой группе скоростью пассивного погружения (37 м·ч$^{-1}$). Такая же или даже еще большая скорость отмечена для атлантических видов этого рода В.Н. Степановым и Л.С. Светличным (1981) – 35–49 м·ч$^{-1}$ Для Pleuromamma xiphias и P. robusta с размахом миграций 324 и 197 м известна скорость погружения 22 и 14 м ч$^{-1}$, а изученные виды слабо мигрирующих родов Rhincalanus и Clausocalanus имеют скорость погружения от нуля до 8 м ч$^{-1}$. Пелагические остракоды в среднем имеют более высокую скорость погружения, чем копеподы, но совершают миграции меньшего размаха. Объяснение этого несоответствия можно видеть в способности остракод вырабатывать слизистые образования, в несколько раз снижающие скорость пассивного погружения в естественных условиях (см. разд. 2.2.3). К приведенным сведениям следует добавить, что средняя скорость пассивного погружения пелагических декапод близка к 200 м·ч$^{-1}$ (см. рис. 2.3), и поэтому способность этих животных совершать суточные миграции с размахом 500 м и более представляется вполне понятной.

Рассмотрим работы, результаты которых могут быть привлечены или привлекались для критики обсуждаемой гипотезы о механизме суточных вертикальных миграций.

Помещая группу науплиев в верхнюю часть цилиндра с морской водой, В.Е. Заика и Н.А. Островская (1972) обнаруживали отдельных особей в нижней части цилиндра через промежуток времени, недостаточный для преодоления этого расстояния пассивным погружением. Отсюда был сделан вывод об активном уходе науплиев в глубину. Однако рассматривая приведенные авторами статьи данные, можно убедиться в том, что происходило не погружение всей группы особей, а ее рассеяние по объему сосуда при коэффициенте вертикальной диффузии порядка 1 см^2 с$^{-1}$ В соответствии с содержанием раздела 5.3 эффективный коэффициент вертикальной диффузии планктонных животных достигает в естественных условиях еще больших значений.

Таблица 4.2

Мигрирующие пелагические животные района Канараских островов (Рудяков, 1979б)

Вид	Размах миграции и его ошибка, м	Средняя глубина обитания, м	
		День	Ночь
1	2	3	4
	Copepoda		
Euchirella amoena	603 ± 129	690	87
Euchirella curticauda	558 ± 54	683	125
Chirundina streetsi	418 ± 26	654	236
Euchirella bitumida	385 ± 111	695	310
Scottocalanus securifrons	364 ± 35	548	184
Scottocalanus helenae	358 ± 39	508	150
Candacia paenelongimana	328 ± 39	487	159
Pleuromamma xiphias	324 ± 10	609	285
Scolecithricella dentata	302 ± 35	443	141
Lophothrix frontalis	295 ± 39	695	400
Undeuchaeta major	267 ± 76	671	404
Eucalanus attenuatus	252 ± 58	708	450
Euchaeta spinosa	250 ± 35	370	120
Undeuchaeta plumosa	247 ± 31	639	392
Euchaeta media	244 ± 18	521	277
Phyllopus helgae	242 ± 17	606	364
Gaetanus minor	212 ± 25	442	230
Pleuromamma robusta	197 ± 45	550	353
Scolecithricella ovata	184 ± 39	563	379
Chiridius poppei	183 ± 43	526	343
Pleuromamma gracilis	177 ± 8	260	83
Pleuromamma piseki	169 ± 12	306	137
Pleuromamma borealis	159 ± 16	356	197
Euchaeta acuta	151 ± 19	514	363
Neocalanus gracilis	137 ± 19	485	348
Pareuchaeta pseudotonsa	105 ± 50	722	617
Pleuromamma abdominalis	99 ± 21	493	394
Gaetanus pileatus	89 ± 46	650	561
Scaphocalanus magnus	84 ± 30	741	657
Rhincalanus cornutus	81 ± 21	615	534
Heterorhabdus robustus	67 ± 22	732	665
Gaetanus miles	63 ± 36	297	234
Lucicutia magna	57 ± 18	620	563
Lucicutia curta	55 ± 20	770	715
Calanus helgolandicus	30 ± 4	565	536
Neocalanus robustior	–70 ± 24	54	128
Spinocalanus abyssalis	–140 ± 28	431	571
	Ostracoda		
Conchoecia imbricata	279 ±9	577	298
C. aequiseta	211 ± 47	809	598
C. alata	180 ± 22	685	505
C. spinifera	170 ± 13	506	336

Таблица 4.2 (продолжение)

1	2	3	4
C. hyalophyllum	122 ± 15	465	343
C. secernenda	122 ± 52	475	353
C. rhynchena	113 ± 2	625	512
C. daphnoides	110 ± 30	579	469
C. loricata	78 ± 14	589	511
Macrocypridina castanea	57 ± 29	339	282
Conchoecia elegans	50 ± ?	100	50
C. oblonga "b"	31 ± 15	158	127
C. inermis	24 ± 9	611	587
C. kampta	−21 ± 7	896	917
C. porrecta	−21 ± 6	52	73
C. subarcuata	−65 ± 22	199	264
C. parthenoda	−140 ± 11	94	234
C. bispinosa	−222 ± 17	346	568
C. skogsbergi	−249 ± 150	51	300
	Euphausiacea		
Thysanopoda obtusifrons	436 ± 16	644	208
T. subaequalis	435 ± 14	521	86
Euphausia krohnii	374 ± 8	493	119
Nematoscelis megalops	280 ± 30	543	263
Thysanoessa gregaria	238 ± 33	490	252
Euphausia hemigibba	237 ± 27	498	261
Nematoscelis tenella	110 ± 25	356	246
Thysanoessa parva	77 ± 20	611	534
Euphausia gibboides	52 ± 24	272	220
Stylocheiron elongatum	−30 ± 4	252	282
S. suhmii	−34 ± 10	63	97
S. affine	−87 ± 21	97	184
S. abbreviatum	−105 ± 20	83	188
	Amphipoda		
Vibilia armata	336 ± 60	552	216
Scina crassicornis	246 ±62	517	271
Primno macropa	171 ± 11	397	226
Cyphocaris challengeri	99 ± 36	358	259
Cyphocaris anonyx	72 ± 16	696	624
Sympronoe parva	31 ± ?	181	150
Eupronoe minuta	−33 ± 7	65	98
Phrosina semilunata	−43 ± 17	84	127
Hyperioides longipes	−50 ± 19	68	118
Lyceopsis themistoides	−51 ± 14	55	106
Eupronoe armata	−119 ± ?	50	169
Paraphronima gracilis	−135 ± 38	86	221
	Decapoda		
Sergia splendens	619 ± 21	862	243
Sergestes pectinatus	441 ± 46	629	188
S. vigilax	413 ± 50	686	273
Systellaspis debilis	398 ± 57	725	327

Таблица 4.2 (окончание)

1	2	3	4
Gennadas valens	378 ± 7	823	445
Pasiphaea hoplocerca	343 ± 106	857	514
Funchalia villosa	334 ± 25	540	206
Acanthephyra purpurea	327 ± 10	827	500
Sergestes sargassi	304 ± 34	584	280
S. armatus	296 ± 65	630	334
S. corniculum	293 ± 27	753	460
Sergia robustus	275 ± 17	824	549
S. tenuiremis	195 ± 39	917	722
S. japonicus	99 ± 17	892	793
Gennadas elegans	74 ± 9	848	774
	Myctophidae		
Ceratoscopelus townsendi	714 ± 20	876	162
Lampanyctus festivus	567 ± 50	806	239
Notoscopelus resplendens	556 ± 84	893	337
Hygophum hygomi	492 ± 106	642	150
Benthosema suborbitale	453 ± 44	600	147
Notolychnus valdiviae	398 ± 28	565	167
Lepidophanes pyrsobolus	385 ± 56	690	305
Lampanyctus alatus	379 ± 31	720	341
Diogenichtys atlanticus	321 ± 75	700	379
Lampanyctus pusillus	225 ± 23	638	413
Lobianchia dofleini	219 ± 28	492	273
Lampanyctus ater	210 ± 41	793	583
Ceratoscopelus maderensis	199 ± 58	688	489
Lobianchia gemellari	181 ± 43	576	395
	Gonostomatidae + Sternoptychidae		
Gonostoma elongatum	335 ± 74	675	340
Cyclothone braueri	81 ± 10	567	486
Valencienellus tripunctulatus	79 ± 24	486	407
Argyropelecus hemigymnus	20 ± 11	486	466

Возможно, рассеяние особей по глубине повлияло и на выводы Палмер (Palmer, 1984), но не исключено, что поведение изученных в этой работе видов мейобентоса принципиально отличается от поведения пелагических животных.

Скорость миграции вниз шести видов копепод, определенная Роу (Roe, 1984) в северо-восточной Атлантике, превысила известные этому исследователю значения скорости пассивного погружения копепод (37 м $\cdot$ ч$^{-1}$). На этом основании был сделан вывод о том, что пассивное погружение не может быть ответственно за фазу быстрого погружения популяции. Рассмотрим аргументацию этого заключения подробнее.

Прежде всего скорость пассивного погружения копепод достигает не 37, а 50 м$\cdot$ч$^{-1}$ (Степанов, Светличный, 1981), скорость погружения изученных Роу видов не была измерена во время сбора материала, а для двух видов вообще неизвестна.

Далее, в работе Роу использованы два метода оценки скорости миграции: первый относится к так называемым "возможным" скоростям, второй – к скорости изменения средневзвешенной глубины обитания. Никаких попыток определения точности полученных оценок сделано не было, да это и не удивительно. Говорить о статистических ошибках "возможной" скорости миграции принципиально невозможно, так как лежащие в основе этих вычислений данные, помеченные звездочками на рисунках, выбирались чисто субъективно, а из полученных результатов отбирались наиболее соответствующие взглядам автора. Применяя второй метод оценки скорости, Роу имел дело с разделенными большими промежутками глубин горизонтальными ловами. При этом особи часто бывали обнаружены только на одной глубине, и как следствие этого оценка рассеяния особей по глубине оказывалась неопределенной, что исключает возможность осмысленного сравнения оценок средней глубины обитания в разные моменты времени. Другими словами, глубины ловов, послуживших материлом для обсуждаемого исследования, разделены столь большими интервалами, что даже в случае их одновременного облова было бы невозможно проследить временные изменения центральной тенденции и дисперсии вертикального распределения. Прекрасный пример завышения оценок скорости, вычисленных с применением метода взвешенной средней глубины обитания к данным такого рода, дан на с. 481 работы Пуха (Pugh, 1984), опубликованной в том же выпуске журнала: незначительные изменения глубины обитания или формы вертикального распределения популяции, основная масса особей которой находится между обловленными глубинами, могут привести к исчезновению особей на одной глубине и к появлению на другой. Это приведет к резкому изменению оценки средней глубины обитания, и вычисленная по таким данным скорость может сколь угодно превышать действительную. К совершенно непредсказуемым результатам приведет применение такой методологии для изучения популяций, расслаивающихся при миграции.

Материал и метод, использованные в работе Роу, непригодны для получения статистических оценок и по другой причине: ловы на разных глубинах были проведены не одновременно, а последовательно (начиная с поверхности), без всяких попыток их рэндомизации во времени. Облов глубин 100 и 450 м разделен промежутком времени в две недели, и любые закономерные изменения обилия или параметров миграционного поведения изученных видов могли исказить результаты вычислений. Возможно, наблюдения, лежащие в основе рассматриваемой публикации, более пригодны для обработки методами анализа временных рядов. Но для вычисления скорости миграции необходимы сведения о дисперсии вертикального распределения и, как справедливо отмечает Доманский (Domanski, 1984) на с. 506, "два суточных периода едва ли достаточны для строгих статистических заключений"

В силу перечисленных обстоятельств обсуждаемые данные непригодны для надежного определения скорости миграции. Вполне возможно, что в море существуют организмы, суточные миграции которых представляют собой чередование вверх и вниз направленных активных перемещений. Но данные, представленные Роу, недостаточны для доказательства их реальности.

4.4. МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ ЗООПЛАНКТОНА

Исследования суточных вертикальных миграций пелагических животных можно разделить на три группы. Первая, наиболее обширная, включает результаты наблюдений за ходом процесса в естественных условиях. В работах второй группы обсуждаются наблюдения за перемещениями животных в искусственно созданных условиях в сосудах различного объема. И в том и в другом случае исследователь может лишь отметить результаты некоторых процессов, причины которых от него скрыты. Третью группу составляют физилогические исследования, результаты которых позволяют судить об элементарных реакциях животных на изменения параметров среды. Однако физиологические данные ранее использовались только для подтверждения или критики гипотез, основанных на полевых данных. Последние обычно характеризуются низкой воспроизводимостью, поэтому интерпретация результатов физиологических опытов зачастую бывает вольной и противоречивой.

Метод математического моделирования позволяет подойти к изучению вертикальных суточных миграций с другой стороны: на основе некоторой гипотезы с использованием физиологических данных можно попытаться воссоздать ход процесса в машинном эксперименте. Успешное завершение этой работы будет свидетельствовать о состоятельности принятой гипотезы.

Кроме того, созданная модель может послужить инструментом для изучения влияния на ход миграции некоторых изменений исходных предпосылок и параметров.

4.4.1. Элементарная модель суточной вертикальной миграции

В первой математической модели суточной миграции (Меншуткин, Рудяков, 1975) в качестве проверяемой была принята следующая гипотеза (Rudjakov, 1970): распределение однородной группы особей по глубине есть результат пассивного перемещения под влиянием силы тяжести и направленного в противоположную сторону компенсационного активного движения; периодические изменения освещенности синхронизируют ритмы двигательной активности отдельных организмов и вызывают изменения скорости активного движения особей, в результате чего средняя глубина их нахождения периодически колеблется. В качестве объекта моделирования были взяты пелагические остракоды. Скорость пассивного погружения принята обратно пропорциональной вязкости и равной 40 $м \cdot ч^{-1}$ при 25° (см. разделы 2.2.2 и 2.2.3), а скорость активного подъема – зависящей от скорости изменения температуры: при скорости охлаждения 0,1 $град \cdot мин^{-1}$ скорость подъема увеличивается максимально в 3 раза, а при нагреве с той же скоростью не изменяется (Рудяков, 1975 б).

Модель построена на основе метода Монте-Карло. Перемещение каждой особи рассматривается отдельно, общая картина вертикальных миграций складывается из траекторий всех организмов, составляющих популяцию. Алгоритм поведения особи строится на вероятностной основе.

На блок-схеме моделирующего алгоритма (рис. 4.4) кружками обозначены логические операторы, заштрихованными квадратами – генераторы

Р и с. 4.4. Блок-схема моделирующего алгоритма (Меншуткин, Рудяков, 1975)
Пояснения в тексте

равномерно распределенных случайных чисел, прямоугольниками – арифметические и прочие операторы.

Вся толща воды до глубины 400 м разбита по вертикали на 10-метровые интервалы, помеченные индексом z с нумерацией от поверхности. Работа модели начинается с засылки в каждый такой слой некоторого исходного количества рачков N_0, одинакового для всех слоев.

Временной шаг модели Δt составляет 15 мин. Таким образом, сутки разбиваются на 96 отрезков времени, в течение каждого из которых движение особи вниз и вверх рассматривается отдельно в виде последовательных перемещений. Продолжительность функционирования модели ограничивается максимальным числом шагов t_m.

Скорость погружения планктонного рачка (u) полагалась зависящей от вязкости воды. Вязкость же считалась функцией температуры (T_z); эффектом влияния на вязкость воды солености и давления в рассматриваемой задаче можно пренебречь.

Кроме постоянной составляющей скорости погружения (u), в модели учитывалась еще и пульсационная составляющая (u'), зависящая от разброса значений скорости погружения у разных особей. Функция распределения пульсационной составляющей аппроксимировалась симметричным прямоугольным распределением с максимальным отклонением от средней u_0, получившим в модели оценку 10 м. Вероятности p_u^1 и p_u^2 принимались равными $^1/_3$ и $^2/_3$. Опускание особи в течение 15-минутного интервала (в шкале 10-метровых слоев) определялось по соотношению

$$z_1 = z + \frac{u + u'}{\Delta z}, \tag{4.2}$$

где z – слой первоначального положения особи, z_1 – слой расположения особи после опускания, Δz – толщина элементарного слоя воды.

Вертикальная компонента скорости активного движения планктонного рачка (v) полагалась зависящей от суточного ритма активности животного (C) и градиента температуры в процессе опускания $\Delta = T_z - T_{z_1}$

Суточный ритм активности особи описывался соотношением

$$C = \bar{v} + A \sin \frac{2\pi t}{96}, \tag{4.3}$$

где $\bar{v}$ – среднесуточная скорость активного движения, A – амплитуда суточного изменения скорости.

При $\bar{v} < A$ в течение части суток возможно активное погружение рачка, при $\bar{v} > A$ имеет место только активное перемещение к поверхности воды.

Зависимость скорости всплытия от градиента температуры описывалась ступенчатой функцией, причем значение v_1 соответствовало градиентам $< 0{,}5°$, v_2 – от 0,5 до 1°, а v_3 – $> 1°$ Переменным v_1, v_2 и v_3 были присвоены значения 1, 2 и 3 соответственно. Влияние вязкости на скорость всплытия, очевидно, находится в пределах ошибки определения зависимости скорости от градиента температуры, поэтому при определении v вязкостные эффекты отдельно не учитывались.

Механизм определения пульсационной составляющей скорости всплытия

(v'), зависящей от степени синхронизации суточных ритмов отдельных особей и от разброса их реакции на скорость изменения температуры, аналогичен подобной процедуре для скорости погружения.

Результирующее положение особи после элементарного акта погружения и последующего всплытия определяется по формуле

$$z_2 = z_1 - \frac{v\,C + v'}{\Delta z}, \tag{4.4}$$

где z_1 – слой расположения особи после опускания, z_2 – слой расположения особи после подъема.

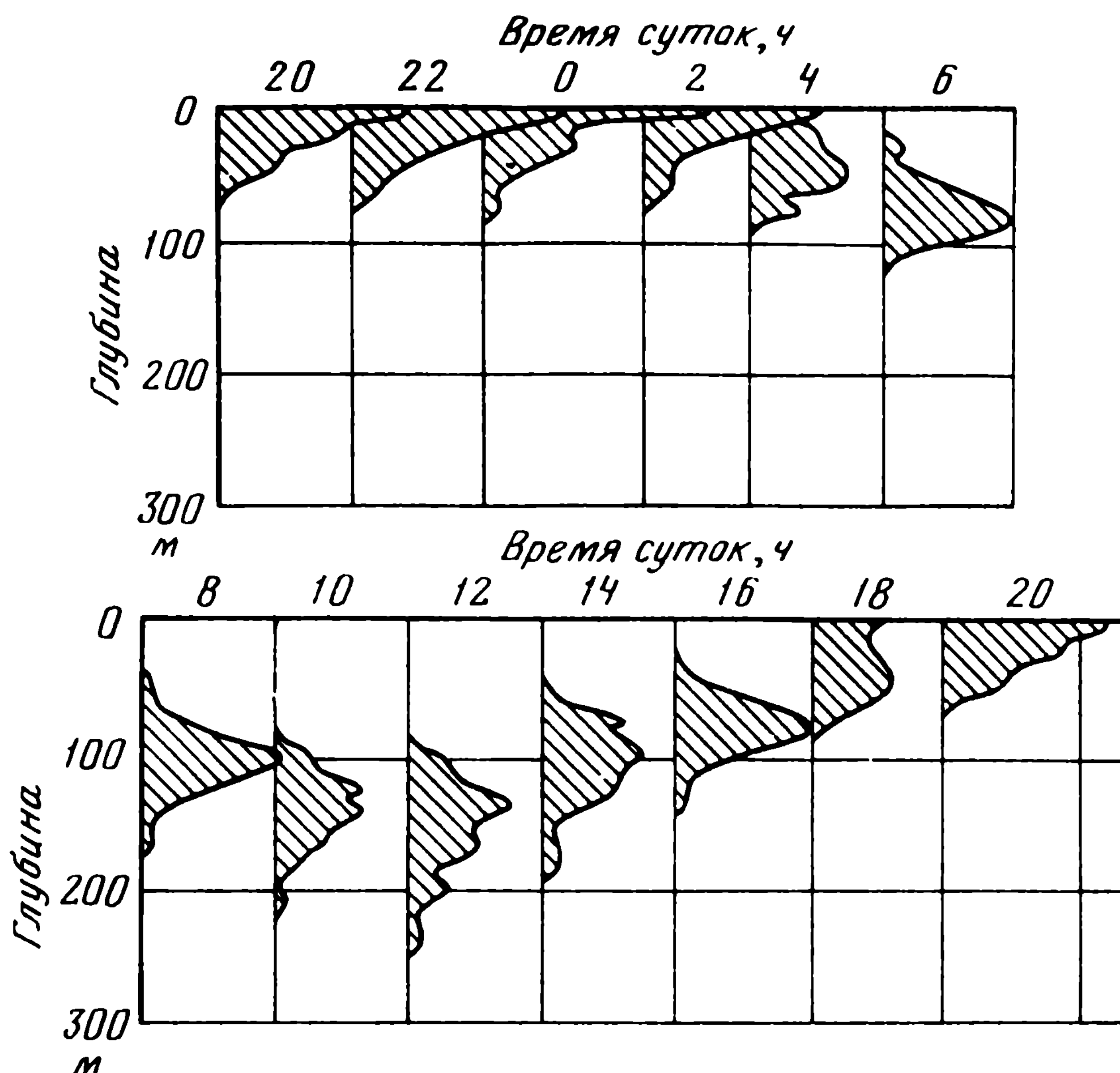
Естественным ограничением перемещения вверх служит поверхность водоема. Особи, выходящие из рассматриваемого в модели 400-метрового слоя воды в направлении ко дну, считались погибшими и в последующих шагах не рассматривались.

В процессе прохождения одного шага по времени последовательно рассматривались вертикальные перемещения каждой особи и из распределения N_z, соответствующего началу временного интервала в 15 мин, формировалось распределение N'_z, соответствующее концу этого интервала. Последующая обратная пересылка сопровождалась статистической обработкой данных о вертикальном распределении особей, которая включала определение средней глубины положения популяции ($\bar{z}$), дисперсии (σ^2) и асимметрии (As) вертикального распределения.

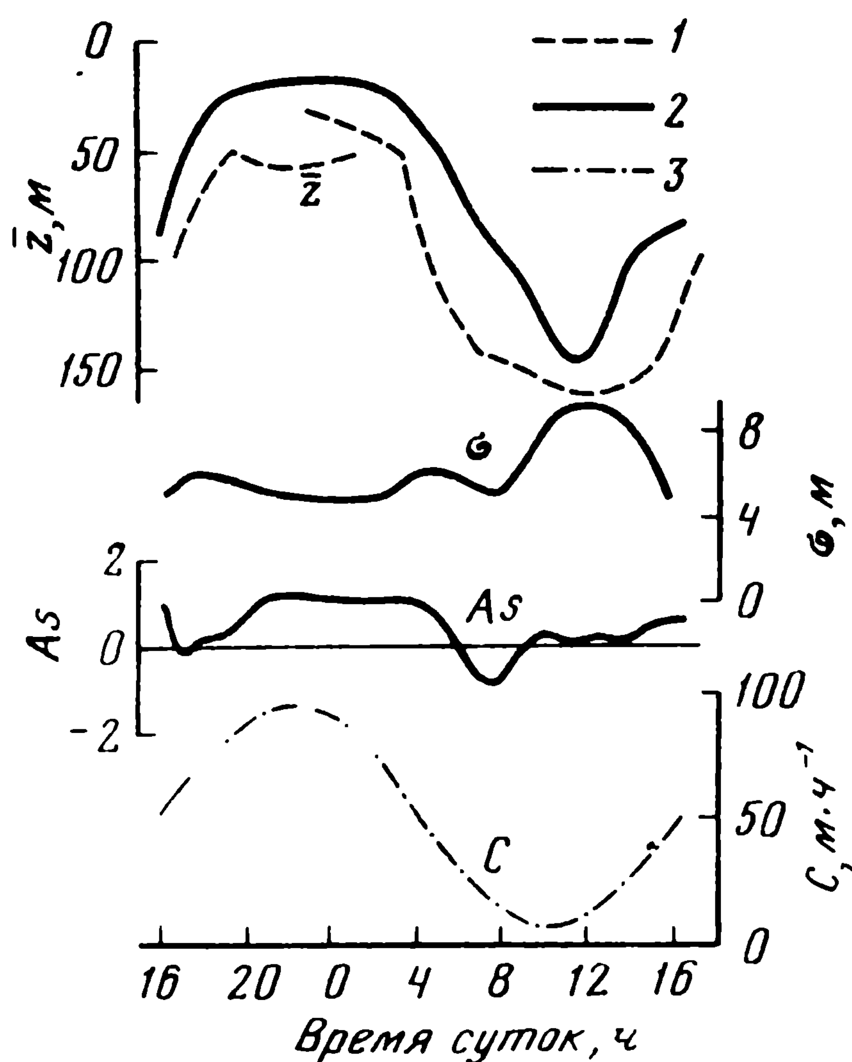
Созданная модель проверялась путем сравнения данных о ее функционировании с фактическими наблюдениями над вертикальными суточными миграциями остракод Cypridina sinuosa, полученными в 44-м рейсе НИС "Витязь" на ст. 6033 (см. табл. 4.1). В качестве входа модели использовали температурную кривую для этой станции. Амплитуду изменения скорости активного движения A приняли равной 40 м · ч$^{-1}$, а фазу синусоидального изменения двигательной активности и значение среднесуточной скорости движения $\bar{v}$ подбирали в процессе математического эксперимента.

Исследование чувствительности разработанной модели к точности определения отдельных параметров показало необходимость надежного определения величин, влияющих на скорость всплытия ($\bar{v}$ и A). Например, при $\bar{v}$ = 43 м · ч$^{-1}$ модель не могла устойчиво существовать, так как в течение трех суток за пределы слоя 0–400 м уходило более 90% всех особей популяции. Среднесуточная скорость активного движения 54 м ·ч$^{-1}$ обеспечила возможность существования популяции неограниченно долгое время, а увеличение скорости до 60 м · ч$^{-1}$ привело к тому, что все особи большую часть времени проводили в верхнем 20-метровом слое. Указанные значения скорости отражают конкретную структуру модели и никак не могут считаться универсальными константами. Однако обращает на себя внимание необходимость определения биологической характеристики (скорость активного движения) с точностью порядка 10%, что редко выполняется в практике биологического эксперимента.

Суточные изменения вертикального распределения особей, полученные в модели при $\bar{v}$ = 55 м · ч$^{-1}$ (рис. 4.5 и 4.6), характеризуются резким подъемом популяции к поверхности в ночные часы (19–3 ч). В это время мода распределения числа особей по глубине находится в слое 0–10 м,



Р и с. 4.5. Суточные изменения вертикального распределения рачков по данным модельного эксперимента (Меншуткин, Рудяков, 1975)



Р и с. 4.6. Суточные изменения средней глубины ($\bar{z}$), среднего квадратического отклонения (σ) и асимметрии (As) распределения особей по глубине, а также активности животных (C) (Меншуткин, Рудяков, 1975)

1 – данные наблюдений на ст. 6033; *2* – данные модели; *3* – принятый в модели суточный ход двигательной активности рачков

среднее квадратическое отклонение относительно мало (σ = 5 м), асимметрия велика и положительна. В утренние часы (3–5 ч) популяция отрывается от поверхности, что сопровождается изменением знака асимметрии распределения. Около полудня положение популяции стабилизируется в области максимального градиента температуры в диапазоне глубин 80–220 м. При этом вертикальное распределение характеризуется увеличением среднего квадратического отклонения (σ = 9 м) и слабой положительной асимметрией. Массовое всплытие особей в вечернее время сопровождается уменьшением размытости распределения (σ = 5 м) и около 18 ч – кратковременным появлением отрицательной асимметрии.

Характер суточных изменений вертикального распределения остракод младшей возрастной группы на ст. 6033 (см. рис. 4.6) хорошо согласуется с данными модели, хотя в модельном эксперименте средняя глубина и дисперсия оказались меньше, чем в природе. Без сомнения, путем тщательного подбора значений $\bar{v}$, A, u_0 и v можно добиться еще большего соответствия данных модели экспериментальным, но мы не ставили перед собой такую задачу.

Таким образом, для объяснения механизма суточных вертикальных миграций достаточно, чтобы средняя плотность особи отличалась от плотности воды и двигательная активность особей испытывала суточные колебания эндо- или экзогенного характера. Существование физиологической системы, формирующей определенный тип двигательной реакции на скорость изменения температуры среды, нельзя считать обязательным – популяция окажется вполне жизнеспособной, если среднесуточная скорость подъема значительно превышает скорость пассивного погружения.

4.4.2. Моделирование суточной вертикальной миграции и питания пелагических организмов

В элементарной модели суточной вертикальной миграции не предусмотрена возможность наблюдения за перемещениями отдельных особей, отличающихся от других некоторыми чертами физиологии или поведения, а пищевое поведение не рассматривается. В этом состоит главный недостаток модели, рассмотренной в разделе 4.4.1, так как известно, что питание планктонных организмов играет важную роль в формировании их вертикального распределения (Виноградов, 1968; Longhurst, 1976 а). Тесная связь этих процессов вытекает из весьма общих соображений. Однако механизм, посредством которого реализуется эта связь, еще далеко не ясен. Для его понимания необходим обширный комплекс сведений о способах питания животных и характерных скоростях их перемещений в водной толще. Данные, приведенные в предыдущих главах, послужили основой для попытки численного моделирования связи процессов питания и формирования вертикального распределения (Рудяков, Цейтлин, 1982).

В модели рассматривается одновозрастная группа (когорта) копепод-хватателей, совершающих или не совершающих суточные вертикальные миграции. Двигательная активность копепод имеет перемежающийся характер, т.е. периоды активности животного (активная фаза – АФ), во время которых оно выполняет плавательные движения, чередуются с периодами пассивности, в течение которых животное погружается (пассивная фаза – ПФ). Длительности АФ и ПФ относятся как 1:2 (см. раздел 3.4). Вертикальная компонента скорости движения в АФ (v) испытывает суточные колебания амплитуды (A) относительно среднего значения ($\bar{v}$). Средняя скорость активного движения по траектории $\bar{v}_a = 3|\bar{v}|$ (см. раздел 3.4). Такое же соотношение принято для текущих значений (v_a) и (v). Скорости активного движения ($\bar{v}$) и пассивного погружения (u) имеют разные знаки (см. с. 44) и пропорциональны размеру животного (L). Считаем копепод эврифагами, выбирающими пищевые частицы с численностью (N) под единицей поверхности только по их размерам.

Объемная плотность частиц (n_z) зависит от глубины (z). Скоростью их движения пренебрегаем как малой по сравнению со скоростью движения животного.

Животное может захватить частицу, оказавшись от нее на расстоянии радиуса захвата, равного длине тела L (Kerfoot, 1978). Захват может произойти как в АФ, так и в ПФ. После захвата животное прекращает плавательные движения и погружается со скоростью (u) в течение времени (t_h), необходимого для поедания частицы (см. раздел 3.5.5).

Средний размер копеподы был выбран равным 2 мм. Ее вес, согласно Л.Н. Грузову и Л.Г. Алексеевой (1970), $W = 0{,}028\ L^3 = 0{,}224$ мг. Распределение копепод по размерам считаем нормальным при стандартном отклонении 0,2 мм.

По экспериментальным данным (Landry, 1978), копепода размером около 2 мм наиболее успешно захватывает частицы размером от 5 до 20% своей длины. Если учесть, что минимальный размер копеподы в рассматриваемой группе близок к 1,4 мм, а максимальный – к 2,6 мм, то минимальный и максимальный размеры частиц пищи имеют значения, близкие к 0,07 и 0,52 мм.

Используя формулы для оценки численности частиц сестона (Цейтлин, 1981а), получим среднюю для 100-метрового слоя в тропиках объемную плотность частиц размером от 0,07 до 0,52 мм, равную $8\ 10^4$ экз $\cdot$ м$^{-3}$, т.е. $N \geqslant 8\ 10^6$ экз м$^{-2}$ Если допустить, что могут захватываться еще меньшие объекты (Петипа, Островская, 1977), то плотность частиц должна быть еще больше. По формулам В.Б. Цейтлина (1981а) можно вычислить не только численность, но и биомассу частиц в заданном размерном диапазоне, а следовательно, найти средний вес частицы. Он оказался равным $1{,}44\ 10^{-4}$ мг. Подставляя эту величину и вес копеподы (0,224 мг) в формулу (3.4), получим, что средняя продолжительность поедания пищевой частицы (t_h) равна 12 с.

Рассматриваемая модель – имитационная, ее элементами являются отдельные особи. Блок-схема моделирующего алгоритма приведена на рис. 4.7. В нижеследующем описании в круглых скобках приведены номера операторов блок-схемы.

Столб воды 0–250 м был разделен на 5-метровые слои. Объемная плотность пищевых частиц (n_z) в пределах каждого слоя считалась постоянной, а распределение частиц – случайным. Временной шаг $t = 24/t_{max}$, ч. Величина $t_h = 12$ с определила выбор временного шага модели – 15 с, откуда $t_{max} = 7200$. При этом исключалась возможность захвата более одной пищевой частицы за один временной шаг, что существенно упрощало алгоритм.

Состояние i-й особи характеризуется ее размером L_i, глубиной местонахождения z_i, числом поглощенных за t_p временных шагов частиц M_i и параметром m_i, указывающим на готовность ($m_i = 0$) к захвату пищи на данном временном шаге t

Печать состояния проводили через каждые t_p временных шагов (26, 27), после чего массив значений числа поглощенных частиц M сбрасывался в нули (28). Число особей i_{max} было принято равным 100. Длительность функционирования модели ограничивалась предельным значением числа суток D_{max} (32).

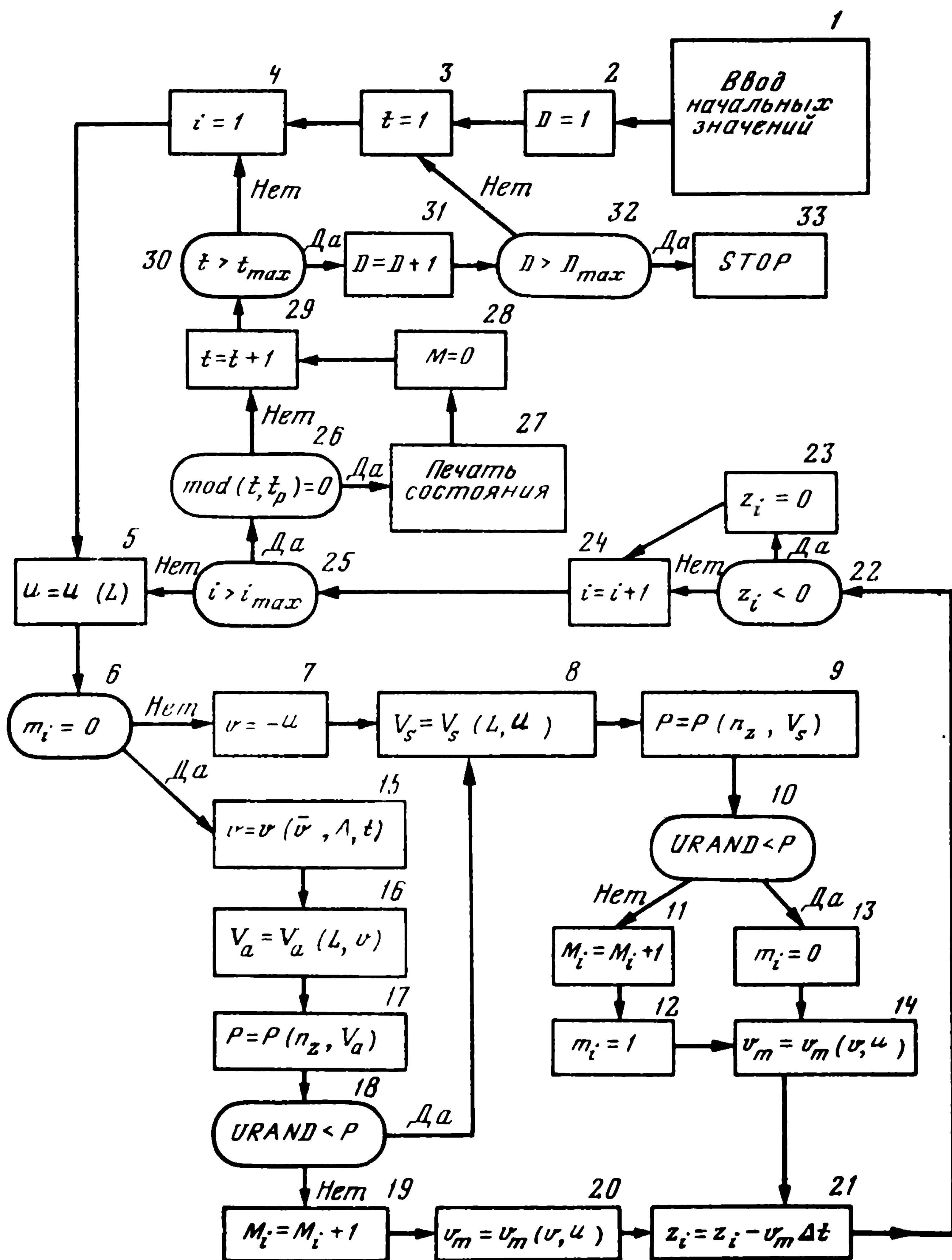


Рис. 4.7. Блок-схема моделирующего алгоритма (Рудяков, Цейтлин, 1982) Пояснения в тексте

Функционирование модели начиналось с ввода начальных значений (1): параметров распределения особей по размеру и глубине, параметров распределения частиц пищи по глубине, начальных значений массива m, а также значений вертикальной компоненты скорости активного движения $\bar{v}$ и амплитуды A ее суточного изменения. При этом особи объявлялись готовыми к захвату пищи ($m = 0$) и размещались в одном 5-метровом слое глубже слоя максимальной концентрации пищи.

Для формирования вертикального распределения пищевого сестона были использованы два характерных типа распределений – Пуассона (Рудя-

ков, 1979а) и логистическое (см. раздел 1.1.1). В случае распределения Пуассона число частиц в 5-метровом слое определяется формулой

$$P_m = \frac{N\lambda^{k-1}}{(k-1)!} e^{-\lambda}, \quad (4.5)$$

где $\lambda = (\bar{z} - 2{,}5)/5$, $\bar{z}$ – средняя глубина, N – число частиц под единицей поверхности полагаем равным 8 10^6 экз $\cdot$м$^{-2}$, k – номер слоя (начало отсчета $k = 1$ у поверхности). Логистическое распределение удобнее записать для числа частиц в слое между поверхностью и глубиной z, и в соответствии с формулой (1.12) при $\beta = -2$

$$P_z = N/[1 + (\bar{z}/Me)^{-2}]. \quad (4.6)$$

. Каждый временной шаг был разделен на две части – АФ длительностью $\Delta t/3$ и ПФ длительностью $2\,\Delta t/3$. Скорость погружения особи в соответствии с формулой (2.3) определялась ее размером (5):

$$u = 4000\, L_i, \quad (4.7)$$

где L_i выражено в м, а u – в м $\cdot$ ч$^{-1}$

Поведение особи в начале временного шага определяется ее готовностью к захва́ту пищи (6). Последняя зависит от того, успела ли особь съесть частицу, захваченную (если она была захвачена) на предыдущем временно́м шаге. При выбранном соотношении длительностей Δt и t_h поедание частицы считалось законченным, если захват произошел в АФ, т.е. в первой трети Δt. В этом случае параметр m_i равен нулю и текущее значение вертикальной компоненты скорости в АФ определяется оператором (15):

$$v = 3600\, L_i \left[\bar{v} + A \sin \frac{2\pi(t-1)}{t_{max}} \right], \quad (4.8)$$

где $\bar{v}$ и A выражены в длинах тела в секунду (дт $\cdot$ с$^{-1}$), а v – в м $\cdot$ ч$^{-1}$

Перемещаясь по траектории со скоростью $v_a = 3|v|$, животное при радиусе захвата L_i облавливает во время АФ длительностью $\Delta t/3$ цилиндрический объем, равный (16):

$$V_a = \frac{1}{3} \pi L_i^2 v_a \,\Delta t, \quad (4.9)$$

где Δt измерено в ч, а V_a – в м^3

Полагая распределение частиц в пределах элементарного слоя случайным, можно рассматривать их среднее число в объеме V_a как среднее значение распределения Пуассона. Тогда вероятность того, что в облавливаемом объеме V_a нет ни одной частицы, равна (17)

$$P = \exp(-n_z\, V_a). \quad (4.10)$$

Если случайное число, вычисляемое процедурой URAND (Форсайт и др., 1980), не меньше P (18), то происходит захват частицы, подсчитывается полное число захваченных частиц M_i (19), и до конца временно́го шага животное погружается. Средняя скорость перемещения v_m за Δt вычисля-

ется (20) в предположении, что захват частицы произошел в середине АФ:

$$v_m = (v - 5u)/6. \qquad (4.11)$$

Операторы (21)–(23) определяют координату животного z_i в конце временно́го шага.

Если условие (18) не было выполнено (захвата частицы в АФ не произошло), то операторы (8)–(10) повторяют уже рассмотренную последовательность операторов (16)–(18), но на фазе погружения со скоростью u. Если на этой фазе захвата не было, то полагаем $m_i = 0$ (13) и вычисляем соответствующую этому случаю среднюю скорость перемещения за Δt (14):

$$v_m = (v - 2u)/3. \qquad (4.12)$$

При захвате частицы в ПФ $m_i = 1$ (12). Это определяет характер движения на следующем временно́м шаге (6) – он начинается с погружения (7), так как поедание пищевой частицы еще не закончено.

Перейдем к изложению результатов моделирования. Так как в модели было принято соотношение $\bar{v}_a = 3|\bar{v}|$, то получаемый рацион и параметры вертикального распределения животных можно рассматривать как функции среднесуточной скорости активного движения по траектории $\bar{v}_a$, а не фактически задаваемой вертикальной компоненты $\bar{v}$ Такая замена облегчает сопоставление с экспериментальными оценками скорости движения.

Изложение результатов начнем с немигрирующих животных ($A = 0$). С увеличением $\bar{v}_a$ происходит подъем животных к поверхности (рис. 4.8). При превышении некоторого критического значения $\bar{v}_{кр}$ часть особей проходит через слой максимальной концентрации пищи и поднимается к поверхности. При достаточно большой величине $\bar{v}_a$ у поверхности скапливаются все особи. Величина $\bar{v}_{кр}$ будет тем больше, чем выше концентрация пищевых частиц в слое с максимальной концентрацией. На рис. 4.8, *а*, где концентрация пищи в слое максимума выше, проникновение животных через этот слой начинается при большей скорости, чем на рис. 4,8 *б*. В общем, при условии $\bar{v}_a < \bar{v}_{кр}$ любые изменения вертикального распределения пищи и ее обилия приводят к изменению параметров вертикального распределения животных при неизменном среднесуточном рационе.

Все дальнейшие расчеты были выполнены для вертикального распределения пищи, определяемого формулой (4.6) при $Me = 20$ м. На рис. 4.9, *а* показана зависимость среднего (по всей когорте) суточного рациона M от скорости движения; в области скоростей, меньших $\bar{v}_{кр}$ (меньших $\approx 7{,}4$ дт $\cdot$ с$^{-1}$), величина рациона не зависит от полного числа частиц N под единицей поверхности. Действительно, при изменении N от $8 \cdot 10^6$ до $4 \cdot 10^6$ экз $\cdot$ м$^{-2}$ уменьшается только глубина обитания (на 13 м). При $\bar{v}_a > \bar{v}_{кр}$ среднее число пойманных частиц сначала резко падает, а затем задерживается на некотором постоянном уровне. Последнее объясняется тем, что большинство животных не задерживается в слое максимальной концентрации пищи и собирается в верхнем 5-метровом слое, концентрация пищи в котором и определяет получаемый рацион. Таким образом, если концентрация пищи достаточно велика, то животные оказываются глубже слоя максимального обилия пищи. Такой механизм задержки животных в слое пище-

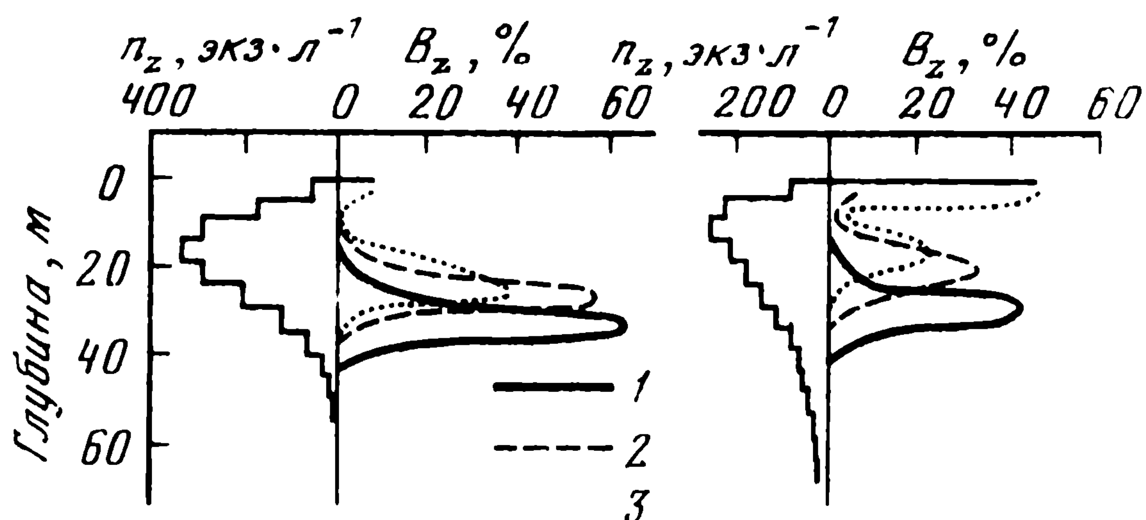


Рис. 4.8. Зависимость вертикального распределения модельных животных B_z от скорости $\bar{v}_a$ (дт · с$^{-1}$) при различных вертикальных распределениях пищевых частиц n_z (Рудяков, Цейтлин, 1982)

Средняя глубина нахождения пищевых частиц $\bar{z}$ = 20 м, их поверхностная плотность $N = 8 \cdot 10^6$ экз · м$^{-2}$ · *а* – распределение пищевых частиц по формуле (4.5); *б* – то же, по формуле (4.6).

1 – $\bar{v}_a$ = 7,5; *2* – $\bar{v}_a$ = 8,1; *3* – $\bar{v}_a$ = 8,7

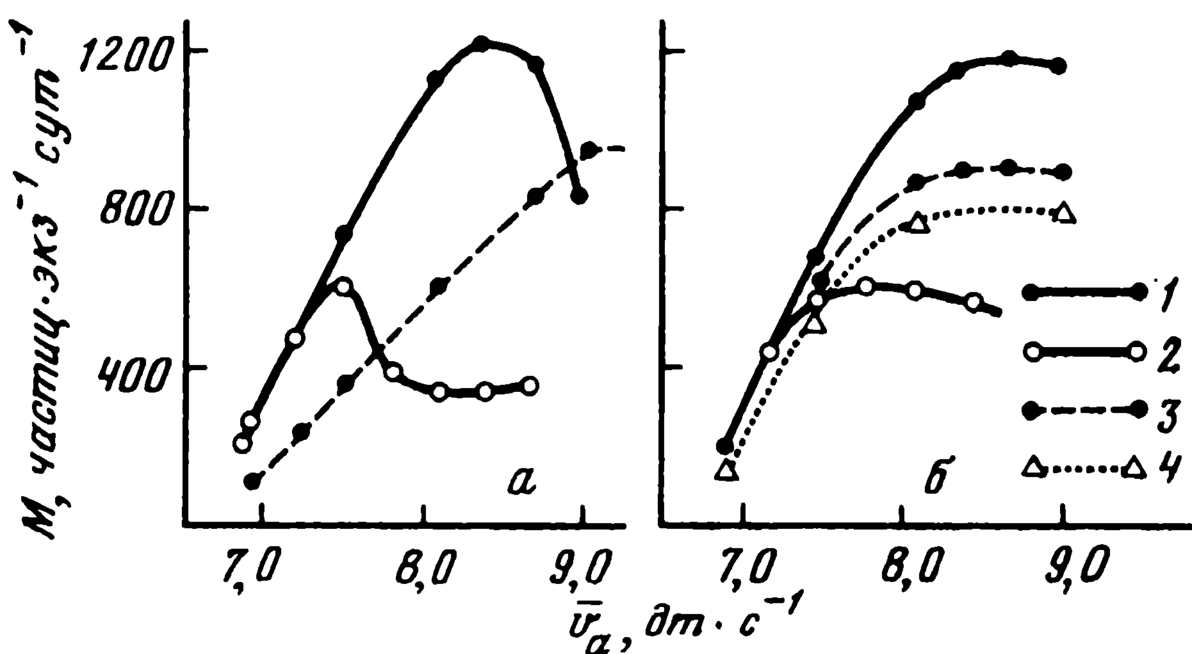


Рис. 4.9. Зависимость суточного рациона $\bar{M}$ от скорости $\bar{v}_a$ при разном обилии пищевых частиц N (экз · м$^{-2}$) (Рудяков, Цейтлин, 1982)

а – немигрирующие животные: *1* – $N = 8 \cdot 10^6$; *2* – $N = 4 \cdot 10^6$; $N = 8 \cdot 10^6$, t_h = 24с; *б* – животные, совершающие суточные вертикальные миграции: *1* – $N = 8 \cdot 10^6$, $A = 0{,}5\bar{v}$; *2* – $N = 4 \cdot 10^6$; $A = 0{,}5\bar{v}$; *3* – $N = 8 \cdot 10^6$; $A = \bar{v}$; *4* – $N = 8 \cdot 10^6$, $A = 1{,}5\bar{v}$

вых частиц, описанный в разделе 4.2, указывает возможный путь реализации принципа вертикального распределения пелагических планктофагов (Цейтлин, 1976).

Величина модельного суточного рациона $\bar{M}$ является результатом сложного вероятностного процесса и не может быть предсказана заранее. Поэтому представляет особый интерес сравнение $\bar{M}$ с величиной рациона, оцененной по соображениям, никак не связанным с рассматриваемой моделью. Согласно известным количественным закономерностям питания (Сущеня, 1975), весовой рацион копеподы при усвояемости пищи $U \approx 0{,}6$ составляет $H \approx 0{,}3\ W$, где W – вес копеподы. С другой стороны, $H = M'\ W_p$, где W_p – вес пищевой частицы и M' – число захваченных частиц. Отсюда $M' \approx 0{,}3\ W/W_p$. Как было указано выше, W = 0,224 мг и $W_p = 1{,}44 \cdot 10^{-4}$ мг. Используя эти значения, получаем $M' \approx 470$ частиц. Эта величина существенно зависит от U (Сущеня, 1975). По-видимому, можно считать, что необходимое число пойманных за сутки частиц заключено в интервале

Таблица 4.3

Зависимость концентрации пищи, числа животных в слое, их среднего размера, числа захваченных частиц и удельного суточного рациона от глубины (Рудяков, Цейтлин, 1982)

z	n_z	B_z	$\bar{L}$	$\bar{M}$	R'
18	224	3	1,56	515	0,70
23	176	7·	1,70	602	0,63
28	132	48	1,91	676	0,50
33	98	32	2,08	720	0,41
38	74	9	2,25	757	0,34
43	56	1	2,47	785	0,27

Примечание: z – глубина, м; n_z – объемная плотность пищи, частиц · $л^{-1}$; B_z – число животных в слое, %; $\bar{L}$ – средний размер животных, мм; $\bar{M}$ – число захваченных частиц, частиц · $экз^{-1}$ $сут^{-1}$; удельный суточный рацион $R' = \bar{M}\ W_p/W$. Поверхностная плотность частиц $N = 8 \cdot 10^6$ частиц · $м^{-2}$; $\bar{v}$ = 2,5 дт · $с^{-1}$; A =0 дт · $с^{-1}$.

от 300 до 800. Такая величина $\bar{M}$, как это видно на рис. 4.9, *а*, достигается при скорости движения порядка 7–7,5 дт · $с^{-1}$, т.е. вполне реальной (см. раздел 3.4).

Суточные вертикальные миграции моделировали при $A > 0$. Если $A < \bar{v}$, спуск животных в ходе суточной миграции пассивен, так как обусловлен недостаточной компенсацией гравитационного погружения. Если $A > \bar{v}$, то в течение некоторого времени $v < 0$, что означает активный уход в глубину. В модели были использованы следующие значения A: 0,5 $\bar{v}$, $\bar{v}$ и 1,5 $\bar{v}$. При этом получены значения размаха миграции 20, 40 и 60 м соответственно. Максимальные скорости подъема и спуска моделируемой группы особей, измеренные на двухчасовом интервале, совпадают и равны 2,5, 5 и 8 м · $ч^{-1}$ соответственно.

Из данных, приведенных на рис. 4.9, *б*, следует, что с увеличением A суточный рацион снижается. Однако превышение $v_{кр}$ при миграции не приводит к резкому снижению рациона, характерному для немигрирующих животных. Об этом свидетельствует сопоставление рис. 4.9, *а* и 4.9, *б*. В целом можно сказать, что если немигрирующее животное задерживается некоторой концентрацией пищи, то миграции (при той же средней скорости $\bar{v}$) не увеличивают рациона. Фактически суточные рационы мигрантов при $\bar{v} < \bar{v}_{кр}$ всегда немного меньше рационов немигрирующих животных.

Неожиданной оказалась зависимость среднего размера особей от глубины (табл. 4.3). Эта связь линейна, прослеживается при всех сочетаниях параметров и сохраняется в ходе суточной вертикальной миграции. Из табл. 4.3 следует, что около 80% особей среднего размера получают удельный суточный рацион, равный 0,4–0,5; самые мелкие особи – 0,7, а самые крупные – около 0,3. Сравнительно малый рацион крупных животных может быть причиной их элиминации. В действительности такие особи должны постепенно погружаться, образуя длинные "хвосты", характерные для реальных распределений.

Адекватность рассмотренной модели проверялась по одному параметру – удельному суточному рациону – и с этой точки зрения представляется удовлетворительной. Вполне правдоподобными выглядят и полученные

вертикальные распределения и характер изменения размеров с глубиной. В рамках модели хорошо согласуются характеристики поведения и энергетического баланса копепод, найденные независимо различными исследователями. Полученные результаты позволяют говорить о том, что в созданной модели отражены настолько существенные черты механизма, управляющего суточными вертикальными миграциями, что каких-либо дополнительных гипотез для объяснения наблюдаемых суточных изменений распределения планктона по глубине не требуется. Разумеется, построенные модели нельзя рассматривать как единственно возможную организацию периодических вертикальных перемещений. К миграциям приводят не только суточные изменения скорости активного движения, но и скорости пассивного погружения, соотношения длительности активной и пассивной фаз, а также общего числа пищевых частиц или же их вертикального распределения. Кроме того, к появлению миграций может привести существование суточного ритма питания, который можно моделировать колебаниями радиуса захвата в формуле (4.9) или же введением в эту формулу зависящего от времени суток коэффициента, который можно интерпретировать как вероятность захвата встреченной пищевой частицы. Большинство этих ситуаций было реализовано на ЭВМ, и полученные результаты также представляются вполне правдоподобными. Поэтому для имитации конкретных популяций выбор наилучшей из возможных моделей осуществим только после уточнения параметров поведения и физиологии реальных животных.

4.5. ЗНАЧЕНИЕ СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ

В гидробиологии давно бытует представление о широкой распространенности суточных вертикальных миграций (Banse, 1964; Roe, 1974). При этом само миграционное поведение обычно рассматривается как возникшее в процессе эволюции пелагической фауны благодаря преимуществам, которые получают мигрирующие животные. Конечно, описывая миграцию периодической функцией по образцу формул (4.3) или (4.8), мы относим к мигрантам всех пелагических животных, так как точное равенство нулю амплитуды некоторого периодического процесса недоказуемо на эмпирическом уровне. Поэтому в рассуждениях о преимуществах речь может идти только о сравнении животных, совершающих миграции с размахом, значимо отличным от нуля, и с размахом, существенно от нуля не отличающимся.

Биологические преимущества животных, совершающих миграции, далеко не всегда очевидны. Сам факт существования в планктоне как активно, так и слабо мигрирующих видов свидетельствует о том, что выгоды миграционного поведения нельзя считать абсолютными. Например, широко известно рассуждение о важной роли суточных миграций для сохранения ареала в условиях вертикальных перемещений через слои с разной скоростью и направлением течений (Виноградов, 1968). Однако существует мнение, что миграция в этих условиях полезна для вида, так как приводит к рассеянию особей в пространстве и, следовательно, к расширению ареала (Виноградов, 1968). Проведенный К.В. Беклемишевым (1969) на интуитивном уровне анализ имеющихся сведений привел его

к заключению, что "в целом, вертикальные миграции скорее мешают удержанию видов в пределах их стаций" (с. 34). По-видимому, можно быть уверенным только в одном: как и при любом изменении существующей системы течений, любое изменение размаха миграций существующих видов должно привести к смещению или изменению формы их ареалов. Другие известные соображения о пользе суточных вертикальных миграций (McLaren, 1963, 1974; Kerfoot, 1970; Nival et al., 1974) могут оказаться верными лишь при некоторой строго определенной комбинации внешних условий и эколого-физиологических характеристик как самих мигрантов, так и организмов, с ними биологически связанных. Но такое же заключение легко сформулировать и относительно преимуществ немигрирующих или слабо мигрирующих животных.

Основным стимулом поисков выгод и преимуществ совершения суточных миграций служили соображения о существенности трат энергии на обмен при активном движении как вверх, так и вниз. Однако если миграция включает фазу пассивного перемещения, то траты на совершение миграций оказываются приблизительно равными тратам на преодоление силы тяжести (Riley, цит по: Hutchinson, 1967).

Результаты математического моделирования суточной миграции (см. раздел 4.4) показали, что рацион мигрантов всегда немного меньше рациона немигрирующих животных. Сопоставление рис. 4.9,*а* и 4.9,*б* позволяет предположить, что важная роль суточных миграций состоит в предохранении популяции от резкого снижения рациона в тех случаях, когда особи неспособны изменять глубину обитания в соответствии с меняющимся обилием и пространственным распределением пищевых частиц – миграция обеспечивает встречу особей со слоем максимальной плотности пищи, если таковой имеется в диапазоне глубин обитания животного. Но форма распределения величины суточного перемещения особей разных групп пелагических животных (Рудяков, Цейтлин, 1976), одно из которых приведено на рис. 4.2, позволяет говорить о предпочтительности малого размаха миграций.

Суточные вертикальные миграции совершаются не только пелагическими животными. В частности, некоторые представители бентоса в определенное время суток поднимаются над дном во время фазы повышенной двигательной активности (Hesthagen, 1973; Macquart-Moulin, 1973). Суточный ритм активности насекомых (Johnson, 1953) и летающих позвоночных (Уиттекер, 1980) вызывает колебания их обилия в атмосфере. Отсюда можно заключить, что суточные вертикальные миграции нельзя рассматривать как специфический результат адаптивных изменений поведения животных в процессе завоевания пелагиали. Предположение, что важный путь эволюции пелагических организмов состоит в снижении удельного веса и в достижении нулевой плавучести, представляется весьма вероятным, так как подтверждается многочисленными примерами разнообразных приспособлений для парения (Киселев, 1969). Но процесс отбора форм с минимальным остаточным весом должен неизбежно привести к исчезновению суточных миграций, включающих фазу пассивного перемещения под влиянием силы тяжести. Поэтому имеющиеся данные могут свидетельствовать о том, что вертикальные миграции были неизбежным следствием основных физических и физиологических свойств предков совре-

менных пелагических животных и сохранились лишь у тех видов, для которых достижение нулевой плавучести в процессе эволюции оказалось невозможным или невыгодным. Кроме того, для длительного сохранения нейтральной плавучести на постоянной глубине необходим быстродействующий и весьма эффективный механизм регулировки удельного веса. Но работа такого аппарата невозможна без определенных энергетических затрат, уменьшающих выгоды постоянного пребывания в состоянии идеальной нейтральной плавучести. Можно полагать, что наиболее эффективным механизмом такого рода обладают рыбы. Но даже для рыб, по мнению В.И. Цветкова (1974), "при регулярных вертикальных миграциях... по-видимому, выгодно не сохранение нейтральной плавучести, а некоторый постоянный избыток (или недостаток) ее", и "небольшое постоянное рассогласование собственной плавучести с условиями давления на данной глубине обеспечивает пассивный, без значительных затрат энергии, подъем (или спуск)" (с. 213).

Приведенные рассуждения позволяют присоединиться к мнению о возможном отсутствии самостоятельного адаптивного значения суточных миграций (Harris, 1953), которые, как и многие другие внешние проявления скрытой периодичности, можно рассматривать как вторичное явление – "стрелки часов", по определению Бюннинга (1961).

Этот вывод не отрицает роли суточных вертикальных миграций в процессах трансформации веществ и энергии в водных экосистемах. Вертикальные миграции объединяют обитателей водной толщи и дна в единую систему, увеличивая скорость взаимодействия пространственно разобщенных элементов. Примером может служить взаимодействие мигрирующих популяций с придонной фауной подводных возвышенностей (Longhurst, 1976а; Кашкин, 1984). Кроме того, по мнению М.Е. Виноградова (1953, 1968), суточные миграции обеспечивают активный перенос органического вещества из поверхностных продуцирующих слоев в глубинные.

Количественная оценка величины переноса органического вещества стала возможной после ее четкого определения (Цейтлин, 1982). В этой же работе было показано, что величина переноса зависит от доли полного рациона мигрантов, получаемой ими на дневной (нижней) глубине обитания, и если эта доля превышает 6%, то перенос живого органического вещества отсутствует. Для оценки его величины необходимы сведения о реальном размахе миграций, надежность которых зависит от степени синхронизации вертикальных перемещений отдельных особей (см. с. 59). При полной десинхронизации индивидуальных ритмов величина потока биомассы может быть приближенно оценена с использованием представления о диффузии особей (см. раздел 6.3).

Суточные вертикальные миграции с размахом более 100 м совершает около 13% зоопланктона. Размах миграций основной части планктонного населения составляет от –50 до +50 м, т.е. в среднем близок к нулю. Обращенные миграции совершаются относительно небольшим количеством видов, представленных малым числом особей, и поэтому их роль в общей картине суточных вертикальных перемещений пелагической фауны можно считать несущественной.

В ряду животных возрастающего размера обнаруживается тенденция к увеличению размаха миграции, которую можно наблюдать и в онто-

генезе. Размах миграции растет с увеличением скорости пассивного погружения. Максимальный размах миграций характерен для видов с дневной глубиной обитания порядка 400–700 м. В ходе миграции форма распределения особей по глубине может существенно меняться, причем характер этих изменений различен у разных видов.

Суточные вертикальные перемещения пелагических организмов могут быть следствием вертикального переноса, изменений удельного веса и изменений активного движения. Для организмов, удельный вес которых превышает удельный вес воды, картина суточной вертикальной миграции определяется периодическими изменениями скорости активного движения. В изученных случаях колебания скорости активного движения происходят без изменения знака, т.е. направления движения. Эта концепция суточных вертикальных миграций была использована в качестве основы для построения имитационных моделей процесса миграции. В результате моделирования получено удовлетворительное совпадение числовых характеристик вертикального распределения модельной и реальных популяций. Кроме того, в рамках модели хорошо согласуются характеристики поведения и энергетического баланса, полученные независимо различными исследователями.

Известные соображения о пользе совершения суточных вертикальных миграций могут оказаться верными лишь при строго определенной комбинации внешних условий и экологических характеристик мигрантов. В целом суточные вертикальные миграции, по-видимому, можно рассматривать как внешнее проявление скрытых от непосредственного наблюдения периодических процессов, и поэтому их самостоятельное адаптивное значение сомнительно.

Глава 5

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И СЕЗОННЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ

Характерная глубина обитания может испытывать колебания, период которых значительно превышает сутки. Известны два типа таких низкочастотных колебаний – онтогенетические (или возрастные) и сезонные вертикальные миграции (Виноградов, 1968; Longhurst, 1976а).

5.1. ОСНОВНЫЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ И ОПИСАНИЕ ХОДА НИЗКОЧАСТОТНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ

Явление онтогенетической или возрастной вертикальной миграции пелагических животных состоит в изменении глубины обитания в процессе роста особей, что приводит к различиям центральных тенденций вертикального распределения возрастных групп. Ранние копеподитные стадии некоторых видов плотоядных копепод обитают преимущественно глубже 50 м (Заика и др., 1976), но в большинстве случаев молодь живет на меньшей глубине, чем взрослые особи, что находит отражение в обычно наблюдаемом увеличении среднего размера особей популяции с глубиной (Birge, 1898; Mur-

Таблица 5.1

Среднегодовая медиана вертикального распределения *Me* и размах сезонной миграции R_s разных стадий развития C. hyperboreus (Рудяков, 1983а)

Стадия, пол	*Me*, м	R_s, м	Стадия, пол	*Me*, м	R_s, м
VI, ♀	230	220	III	290	460
VI, ♂	340	560	II	190	340
V	300	550	I	150	380
IV	380	560			

ray, Hjort, 1912; Богоров, 1948; Виноградов, 1968; Парин, Несис, 1977; Mauchline, 1977; 1980).

Если сезонный ход появления молоди выражен достаточно четко, то фазы онтогенетической миграции оказываются приуроченными к определенному времени года. Такую миграцию принято называть сезонной (Виноградов, 1968), но в применении к видам с несколькими генерациями в год Лонгхерст (Longhurst, 1976а) справедливо считает подобное разделение сезонной и онтогенетической миграции лишенным смысла. Поэтому в данной работе сезонной миграцией называются сезонные изменения характерной глубины обитания особей некоторой возрастной категории, а онтогенетической – изменение среднегодовой глубины обитания с возрастом (Гейнрих и др., 1980).

Широко известны примеры непосредственной связи онтогенетической и суточной миграций, которая состоит в увеличении размаха последней с возрастом (см. раздел 4.1). В результате с возрастом увеличивается и среднесуточная глубина обитания. Существование такого типа онтогенетической миграции не требует дополнительных пояснений и в дальнейшем изложении не рассматривается. Все внимание будет сосредоточено на описании ситуаций, когда суточной миграции нет или она настолько слаба, что не может служить достаточным объяснением низкочастотных колебаний глубины обитания.

Так как длительность развития пелагических животных обычно составляет несколько месяцев или даже лет (Longhurst et al., 1984) и для изучения онтогенетической миграции необходимо уверенное определение видовой принадлежности ранних стадий развития, то становится ясно, что фактические данные о ходе этого процесса в подавляющем большинстве случаев оказываются недостаточными для его полного описания. Кроме того, в отличие от суточных вертикальных миграций период онтогенетических и сезонных миграций вполне сопоставим со средней продолжительностью жизни. При таких временны́х масштабах на характерную глубину обитания оказывают большое влияние связанные с глубиной изменения смертности и скорости развития (Заика и др., 1976). Например, уменьшение характерной глубины обитания некоторой копеподитной стадии может быть вызвано: а) подъемом животных; б) отмиранием, выеданием или линькой глубже живущих особей; в) увеличением численности данной стадии в результате линьки особей предыдущей стадии преимущественно в верхних слоях. Кроме того, изменения вертикального распределения могут быть результатом горизонтального переноса. Анализ полевых материалов не позволяет

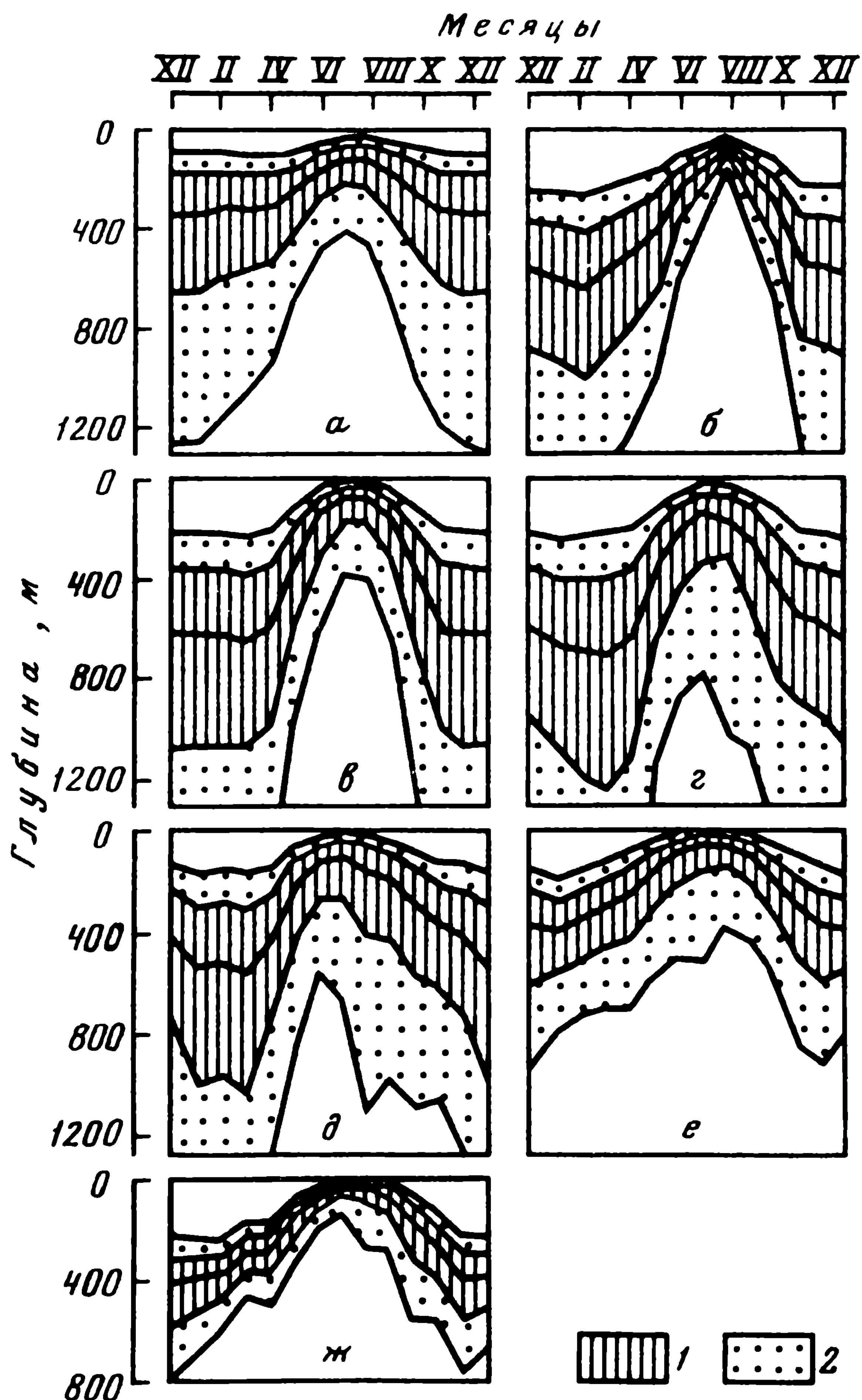


Рис. 5.1. Сезонные изменения вертикального распределения копеподитных стадий Calanus hyperboreus (Рудяков, 1983а)

1 – зона, в которой обнаружено от 0,25 до 0,75 числа особей; в пределах этой зоны проведена изолиния 0,50; *2* – зоны, в которых найдено от 0,10 до 0,25 и от 0,75 до 0,90 числа особей. Стадии: *а* – VI♀; *б* – VI♂; *в* – V; *г* – IV; *д* – III; *е* – II *ж* – I

оценить роль каждого из перечисленных одновременно протекающих процессов. Поэтому в имеющихся реконструкциях жизненного цикла, включающих описания возрастных изменений глубины обитания, факты бывает очень трудно отличить от гипотез.

В качестве примера описания сезонной и онтогенетической миграции рассмотрим временные изменения вертикального распределения одного из наиболее характерных видов арктического зоопланктона – Calanus hyperboreus (Рудяков, 1983а). Было проанализировано 68 серий ловов на глубинах более 1000 м. Состояние популяции оценивалось для каждого месяца. Статистическая обработка была основана на логит-анализе (см. раздел

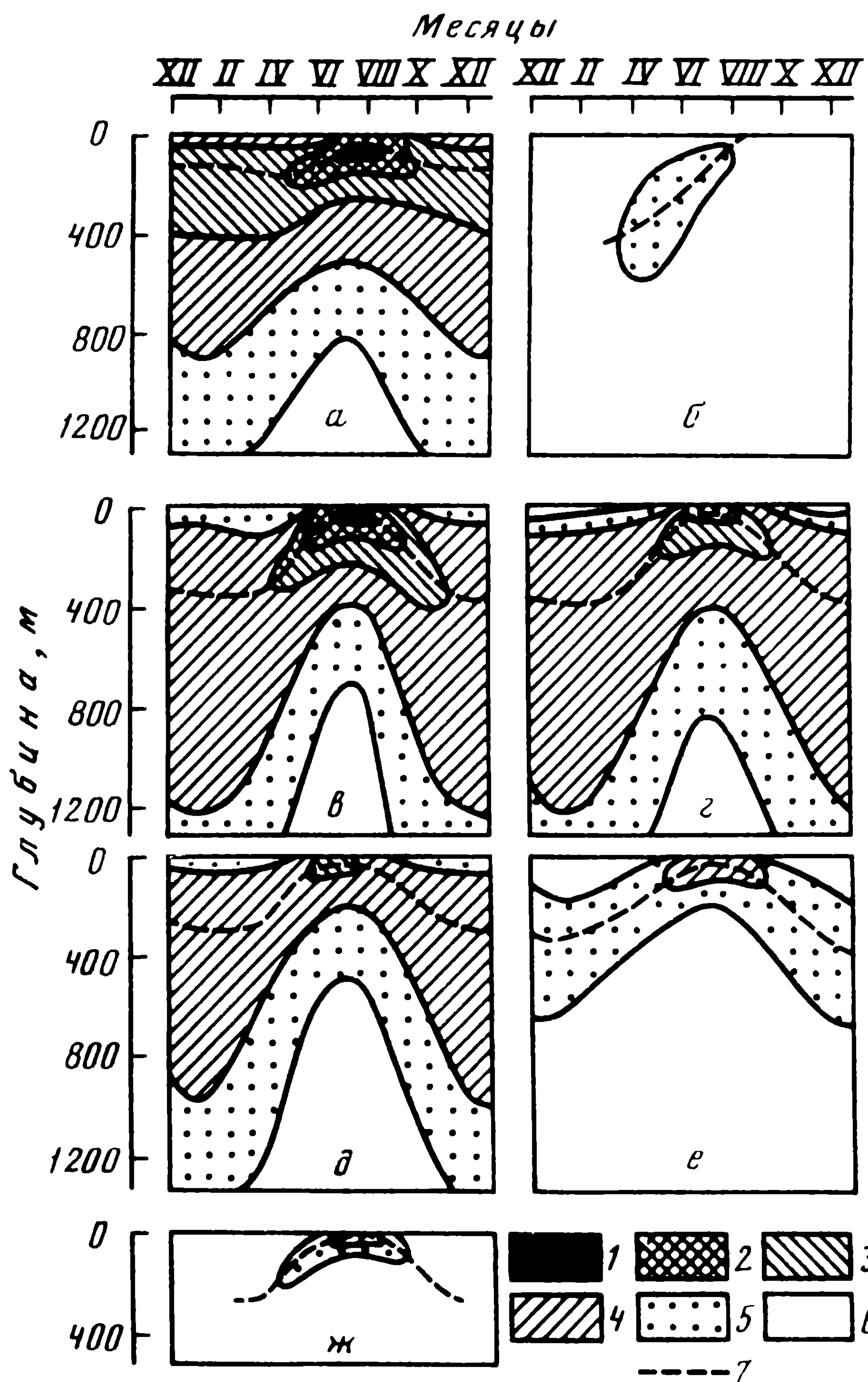


Рис. 5.2. Сезонные изменения объемной плотности копеподитных стадий Calanus hyperboreus (экз • $м^{-3}$) (Рудяков, 1983а)

1 – 1,0–2,0; *2* – 0,5–1,0; *3* – 0,25–0,50; *4* – 0,06–0,25; *5* – 0,02–0,06; *6* – менее 0,02; 7 – глубина максимальной плотности. Стадии: *а* – VI♀; *б* – VI♂; *в* – V; *г* – IV; *д* – III; *е* – II; *ж* – I

1.1.1) вертикального распределения разных копеподитных стадий, а также половозрелых самок и самцов.

На рис. 5.1 приведены сезонные изменения медианы вертикального распределения (аналога "глубины 50%-ного уровня"), а также положения на шкале глубины некоторых других точек кривой накопленных частот (10, 25, 75 и 90%). Характер изменения вертикального распределения одинаков у всех выделенных групп особей: животные сконцентрированы в приповерхностных слоях в период с весны до осени и рассеиваются в значительно большем интервале глубин в остальное время года.

Оценивая размах сезонной миграции размахом выравненных колебаний среднемесячной глубины обитания отдельных стадий развития, а среднего-

довую глубину обитания отдельных стадий – средним уровнем этих колебаний, получаем данные, приведенные в табл. 5.1. Сезонная миграция наибольшего размаха характерна для копеподитов IV–V и самцов. Эти же группы особей имеют максимальную среднегодовую глубину обитания (здесь можно усмотреть аналогию с зависимостью σ от $\bar{z}$, описанной в разделе 1.2). По данным табл. 5.1 размах онтогенетической миграции можно оценить в 230 м. Если же истинная глубина обитания науплиальных стадий менее 100 м, то эта оценка должна быть увеличена до 300–350 м.

На рис. 5.2 приведены изменения объемной плотности особей разных стадий развития C. hyperboreus. Максимальная плотность особей всех выделенных групп образуется в слое 0–50 или 0–100 м с мая до сентября. В это же время наблюдается значительное обеднение придонных слоев. Судя по рис. 5.1 и 5.2, увеличение глубины обитания сопровождается увеличением рассеяния особей по глубине. По-видимому, сопряженность этих процессов можно считать общим правилом (Voronina, 1972; Sekiguchi, 1975).

5.2. МЕХАНИЗМ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ И СЕЗОННЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ

Различия характерной глубины обитания половозрелых особей и личинок наряду с очевидностью успешного замыкания жизненного цикла неоднократно приводили исследователей к заключению, что основную роль в процессе совершения возрастных и сезонных миграций играют изменения поведения животных либо возрастного характера, либо экзогенные, являющиеся реакцией организма на периодические изменения параметров среды. Предлагая такие объяснения, обычно забывают, что половозрелые особи часто оказываются на глубине более 300–500 м, где сезонный ход параметров среды не выражен не только в тропиках, в районе которых сезонные явления невелики даже в пределах поверхностного слоя, но и в умеренных широтах (Монин и др., 1974).

Высокое рассеяние особей пелагических животных по глубине в общем свидетельствует о низкой эффективности механизма регуляции глубины обитания. Результаты исследований влияния давления на двигательную активность пелагических животных (см. раздел 3.5.1) позволяют предположить, что животные не способны определять вертикальный перенос соответствующей компонентной скорости течения и турбулентными вихрями. Кроме того, представляется сомнительной и их способность к компенсации такого переноса активными перемещениями. Характерный масштаб турбулентного переноса по вертикали можно оценить по формуле (Меншуткин, Финенко, 1975; Kullenberg, 1982)

$$\sigma_z = (2K_z t)^{1/2}, \qquad (5.1)$$

где K_z – коэффициент вертикальной турбулентной диффузии и t – время. Оценив K_z значением 10 см^2 с$^{-1}$ (Беляев, Озмидов, 1980), получаем, что при нормальном распределении перемещений в 68% случаев турбулентные вихри могут за одну секунду сместить животное на расстояние до 45 мм. Как было показано в разделе 3.4, средняя скорость активного движения близка к 5 дт с$^{-1}$ Отсюда следует, что для животных размером менее 9 мм компенсация турбулентного переноса оказывается затруднительной.

По-видимому, размер порядка 10 мм можно считать близким к границе, разделяющей пелагическую фауну на нектон и планктон.

Можно предположить, что если механизм регуляции глубины обитания и существует, то оказывается результативным лишь на некоторых стадиях онтогенеза, тогда как особи всех прочих стадий развития рассеиваются по вертикали в зависимости от всего комплекса физико-химических и биологических условий, определяющих скорость гравитационного оседания, уровень двигательной активности и подвижность самой среды обитания. В частности, увеличение средней глубины обитания с возрастом может быть следствием процесса рассеивания особей за пределы приповерхностного слоя, в котором возможно размножение. И чем дальше от этого слоя находятся особи, тем больше их средний возраст. По-видимому, этот эффект увеличения возраста с глубиной усугубляется снижением скорости развития животных при низкой температуре глубже лежащих слоев.

Возможность такого объяснения наблюдаемых явлений подтверждается сходством вертикальных профилей плотности планктона в океане (Цейтлин, 1981 г) и членистоногих (насекомых и пауков) в атмосфере (Johnson, 1957), вертикальное и горизонтальное распределение которых описывается энтомологами (Glick, 1939; Johnson, 1957; Schneider, 1962) как диффузионная система, на состояние которой влияют способность к полету, скорость воздушных потоков, турбулентность и интенсивность находящегося на земле источника (запас личинок, скорость и синхронность их развития).

Рассеяние – стохастический процесс и представляет собой результат хаотических движений особей, турбулентного переноса и одновременно происходящей сортировки организмов по скорости погружения, которая определяется соотношением ориентированной двигательной активности и плавучести. Возможно, что скорость этого погружения увеличивается с возрастом как из-за увеличения удельного веса (Kils, 1979a), так и в связи со снижением возможностей стареющих особей компенсировать гравитационное оседание. По сводке Комфорта (1967), старение беспозвоночных может выражаться в снижении уровня обмена и частоты плавательных движений, в механическом износе структур из хитина (вплоть до обламывания конечностей при плавании), в резорбции жирового тела, кишечника и мускулатуры, а также в накоплении некоторых продуктов обмена. В результате, например, у стареющих коловраток снижается подвижность и плавание сменяется ползанием. Помимо стареющих, у нижней границы слоя обитания популяции следует ожидать концентрации экземпляров с врожденными отклонениями в строении двигательной системы, покалеченных нападением хищников (Kerfoot, 1978) и погибающих в результате нарушения нормального хода процесса линьки (Conover, 1965; Комфорт, 1967; Hirsche, 1980). В целом моменту естественной смерти обычно предшествует период нарушения ориентации и снижения двигательной активности, что в условиях пелагиали приводит к погружению.

В результате верхняя часть вертикального распределения популяции оказывается образованной особями с наиболее благоприятным для существования в пелагиали соотношением скоростей погружения и подъема и имеющими больше шансов завершить развитие и обеспечить выживание популяции, чему немало способствует лучшая обеспеченность пищей и более высокая температура на меньшей глубине. Нижняя часть вертикального распре-

деления, видимо, образована в основном менее жизнеспособными особями, не принимающими эффективного участия в воспроизведении, и в этом смысле, по словам М.Е. Виноградова и Е.Г. Арашкевич (1969), "их присутствие там, очевидно, не диктуется необходимостью существования всей популяции" (с. 495–496). Следовательно, вертикальное распределение является не только результатом реакции особей на ситуацию в момент взятия проб, но и отражением прошедших событий. К аналогичному заключению приводит анализ горизонтального распределения видов планктона (Fager, McGowan, 1963). Оно представляется весьма существенным, так как делает понятной несостоятельность известных взглядов на наблюдаемое распространение пелагических организмов как на результат их распределения в градиентной среде в поисках некоторых оптимальных сочетаний факторов.

С генетической и эволюционной точек зрения значение отбора в поверхностных слоях наиболее приспособленных для пелагического существования особей вполне понятно. Важно отметить, что вертикальное распределение есть отражение направленного от поверхности в глубину потока живого, не подверженного разложению органического вещества. К "дождю трупов" (Agassiz, 1888; Menzies, 1962) следует прибавить поток живых погружающихся организмов.

У видов, размножающихся круглый год с постоянной интенсивностью, выедание особей компенсируется постоянным притоком молоди у верхней границы слоя обитания популяции и форма вертикального распределения сохраняется неизменной. Впервые эту идею высказал Бердж (Birge, 1898), который писал, что "если бы ракообразные подчинялись этому закону с математической точностью, то имелось бы некое продвижение членов поколения от поверхности к дну озера, причем молодь последующих поколений беспрерывно замещала бы старых особей в поверхностных слоях" (с. 431).

Если интенсивность размножения имеет временной ход, то будут наблюдаться колебания средней глубины обитания одновозрастных групп особей (сезонные миграции), а при большой продолжительности жизни кривая вертикального распределения может стать полимодальной. Возможно, в этом и состоит причина двувершинности вертикального распределения, отмеченной для некоторых видов бореальных тихоокеанских копепод (Sekiguchi, 1975; Сажин, Виноградов, 1979).

Судя по плодовитости пелагических животных, непрерывность существования популяции может обеспечиваться лишь небольшой долей нерестящихся самок или разносимых турбулентными потоками икринок или ранних личиночных стадий. Вполне возможно, что обсуждаемый процесс имеет вероятностную основу и в этом отношении сходен с процессом сохранения в эвфотическом слое имеющих отрицательную плавучесть планктонных водорослей (Riley et al., 1949). Аналогичная картина наблюдается у насекомых "воздушного планктона", рассеяние и миграция которых определяются турбулентными процессами в атмосфере: возвращение в исходный район достаточной для восполнения популяции части особей обеспечивается случайным характером рассеяния (Johnson, 1960).

Ход вертикальной онтогенетической миграции имеет сходство с горизонтальным переносом пелагических личинок донного населения прибрежья. В обоих случаях происходит рассеяние молоди, приводящее к увеличению с

возрастом среднего расстояния особей от места нереста. Основная часть молоди гибнет в процессе развития и сопровождающего его рассеяния, не попав в условия, в которых возможно успешное замыкание жизненного цикла. В обоих случаях существование популяции обеспечивается высокой плодовитостью и имеет место поток живых особей от зоны нереста.

Структура вертикального распределения популяции оказывается похожей на горизонтальную структуру ареала с его основой и областями выселения (Беклемишев, 1969). Это сходство неудивительно, так как представляет собой следствие процесса рассеяния особей в трехмерной среде, причем масштабы по вертикальной и горизонтальным осям в значительной степени определяются соотношением соответствующих компонент скорости течения и турбулентной диффузии. Законы этого рассеяния должны изучаться в рамках единой модели трехмерного распределения, что позволит избежать ограниченности обычно применяемых "вертикального" или же "горизонтального" подходов. В частности, проблема возвращения на исходную глубину особей начальных стадий развития может решаться вовсе не равномерно по всей площади ареала (включая область выселения) путем такого жестко детерминированного поведенческого акта, как предполагаемый подъем к поверхности определенной стадии жизненного цикла. Как и в случае миграций насекомых (Johnson, 1960), аналогия онтогенетической миграции пелагических животных с перелетами птиц представляется сомнительной, и можно предположить, что вероятность возврата к поверхности достаточно высока для пополнения популяции лишь в некоторых частях ареала, характеризующихся либо небольшой глубиной, либо высокими значениями градиента плотности воды, либо достаточно интенсивными процессами подъема вод или турбулентного перемешивания (Рудяков, 1982б).

5.3. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ МИГРАЦИЯ И ВЕРТИКАЛЬНАЯ ДИФФУЗИЯ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

В соответствии с содержанием раздела 5.2 эмпирически установленную часть процесса онтогенетической миграции можно упрощенно представить как погружение со средней скоростью v_u с некоторой начальной глубины z_0, сопровождаемое диффузией погружающихся особей. Скорость погружения связана с гравитационным оседанием и с более высокой смертностью от выедания в поверхностных слоях. Диффузия обеспечивается индивидуальными различиями, случайным характером активных перемещений и турбулентным перемешиванием. Попытаемся оценить скорость онтогенетического погружения и эффективное значение коэффициента вертикальной диффузии пелагических животных.

Статистический анализ вертикального распределения отдельных видов пелагической фауны позволил количественно оценить связь рассеяния особей по глубине с характерной глубиной обитания (см. раздел 1.2.2), а именно на основании формулы (1.18) для видов со средней глубиной обитания менее 300 м

$$\sigma = 190\sqrt{\bar{z}} \tag{5.2}$$

где σ – стандартное отклонение распределения взрослых особей по глубине и $\bar{z}$ – средняя глубина обитания, выраженные в см.

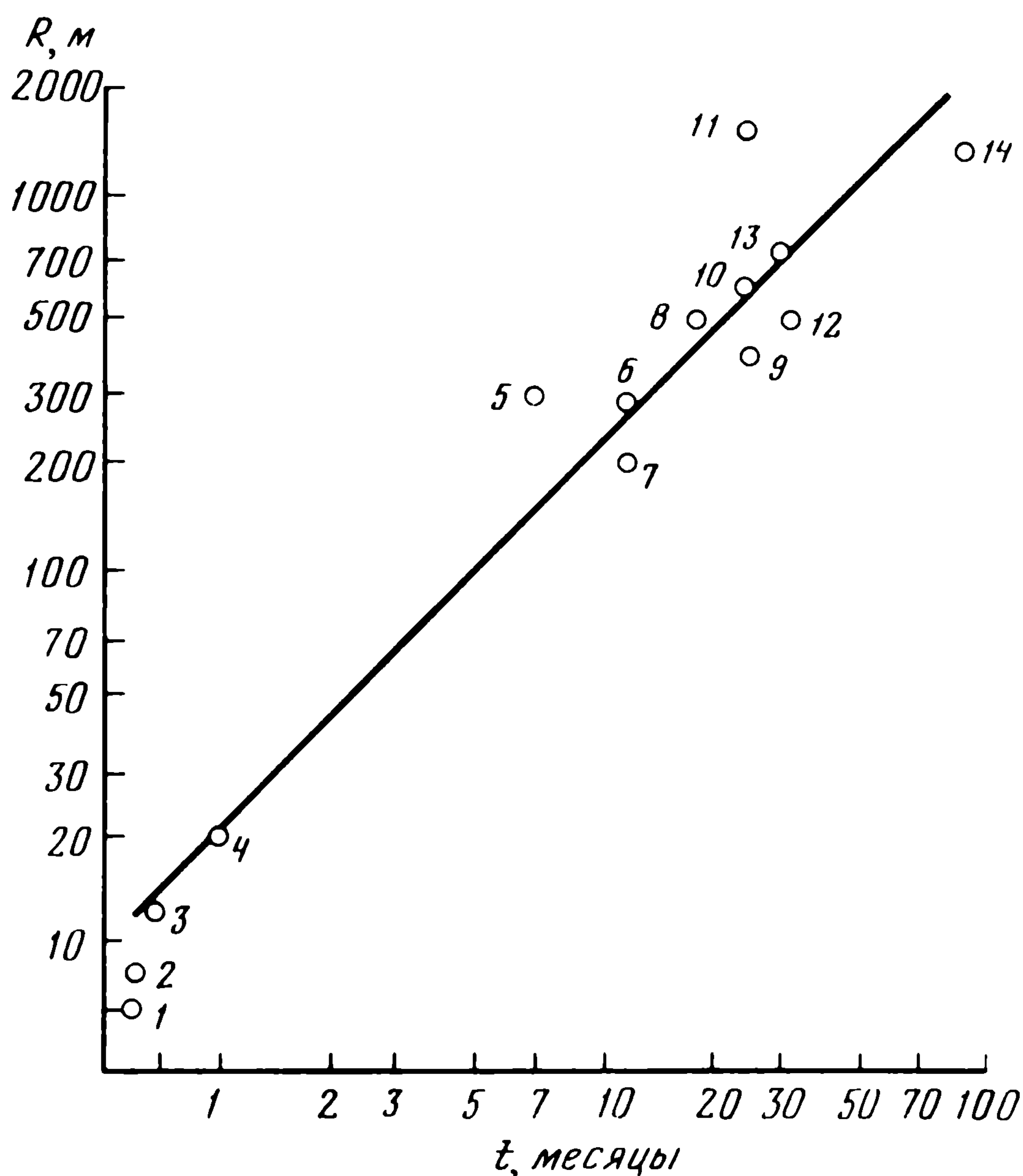


Рис. 5.3. Зависимость размаха онтогенетической миграции R от длительности развития пелагических животных t (Рудяков, 1982б)

1 – Temora stylifera; *2* – Temora turbinata, Centropages chierchiae; *3* – Eucalanus pileatus, Undinula vulgaris; *4* – Calanoides carinatus; *5* – Euchaeta norvegica; *6* – Euphausia diomedeae, Valencienellus tripunctulatus; *7* – Nematoscelis tenella; *8* – Cyclothone braueri; *9* – Sergestes similis; *10* – Calanus hyperboreus; *11* – Calanus cristatus; *12* – Benthosema glaciale; *13* – Gonostoma gracile; *14* – Gnathophausia ingens

Глубину $\bar{z}$ в (5.2) можно рассматривать как результат погружения в ходе онтогенетической миграции:

$$\bar{z} = z_0 + v_u t, \qquad (5.3)$$

где z_0 – начальная глубина, с которой начинается погружение и рассеяние; v_u – скорость онтогенетического погружения; t – длительность развития.

Стандартное отклонение вертикального распределения особей, рассеивающихся с некоторой глубины, можно выразить через их возраст t и коэффициент вертикальной диффузии K_z':

$$\sigma' = \sqrt{2 K'_z t.} \qquad (5.4)$$

Эта формула аналогична формуле Эйнштейна для броуновского движения, часто применяется для полуэмпирического определения коэффициента вертикального турбулентного обмена K_z и пригодна для моделирования вертикального переноса фитопланктона в океане (Меншуткин, Финенко, 1975). Учитывая, что для взрослых особей $\sigma \approx \sigma'$, и подставив (5.3) в (5.2), из полученного выражения и (5.4) получаем

$$K_z' \approx 18050\,(z_0/t + v_u). \qquad (5.5)$$

Для оценки v_u были проанализированы сведения о продолжительности развития пелагических животных и о размахе R совершаемых ими онтоге-

нетических миграций (рис. 5.3). Зависимость выражается формулой $R = 8{,}8 \cdot 10^{-4}\ t$, откуда следует, что средняя скорость онтогенетической миграции $v_u = 8{,}8 \cdot 10^{-4}$ см · c^{-1} Вероятная ошибка этой величины равна $0{,}7 \cdot 10^{-4}$ см · c^{-1} при числе степеней свободы, равном 15.

Выражение (5.5) можно представить в форме

$$K_z' \approx 18\,050 v_u (z_0/R + 1). \qquad (5.6)$$

Анализ имеющихся данных (Рудяков, 1982в) позволяет заключить, что отношение z_0/R заключено в интервале от 0,03 до 1,5 и в среднем равно 0,5. Подставляя это значение и оценку v_u в (5.6), получаем, что в среднем $K_z' \approx 24$ см^2 · c^{-1} и, следовательно, с точностью до порядка коэффициент вертикальной диффузии пелагических животных сопоставим с коэффициентом вертикального турбулентного обмена (Беляев, Озмидов, 1980; Озмидов, 1983).

Полученное значение скорости онтогенетического погружения сопоставимо со значениями вертикальной компоненты скорости течения (Бурков, 1980). Поэтому ход миграции должен испытывать значительные изменения, обусловленные локальными особенностями гидрологической обстановки. Подтверждением этого предположения может служить онтогенетическая миграция Calanoides carinatus в условиях сезонного прибрежного апвеллинга побережья Ганы (Mensah, 1974; Binet, 1977; Хромов, Владимирская, 1979) и Намибии (Андронов, 1975).

5.4. МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ И СЕЗОННЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ

Совместимость изложенных соображений о механизме онтогенетических и сезонных миграций с данными о плодовитости копепод (Численко, 1977; Corkett, McLaren, 1978) и с полученной в разделе 5.3 оценкой эффективного коэффициента вертикальной диффузии планктонных организмов может быть проверена в экспериментах с математической моделью жизненного цикла (Рудяков, 1984).

Для видов, самки которых нуждаются в растительном питании для откладки яиц, процесс онтогенетической миграции можно описать так. Размножение происходит преимущественно в поверхностном слое. По мере роста молодь рассеивается от этого источника по вертикали в результате хаотических движений особей, самой среды их обитания и одновременно происходящей сортировки особей по скорости погружения, которая определяется соотношением ориентированной двигательной активности и плавучести. Перемещения вверх ограничены поверхностью воды, и поэтому рассеяние сопровождается возрастанием средней глубины обитания, скорость которого может быть увеличена погружением всех особей популяции и более интенсивным выеданием в поверхностных слоях. Так как размножение возможно только вблизи поверхности, пополнение популяции осуществляется особями, оказавшимися в поверхностных слоях в силу действия обстоятельств, которые в рамках развиваемых построений можно считать случайными. По характеру принятых допущений созданная модель относится к категории диффузионных; возможность такого подхода к решению широкого круга экологических проблем обоснована в книге Окубо (Okubo, 1980).

Как будет ясно из последующего изложения, для моделирования жизненного цикла необходим ряд сведений о биологии планктона, которыми гидробиологи обычно не располагают. Поэтому при построении модели были использованы функции, вид которых был в основном подсказан общими соображениями.

Смертность. Длительность жизни особи $TMAX$ определяется случайным числом из нормально распределенной совокупности с математическим ожиданием TM и стандартным отклонением $TM/3$, где TM – средняя продолжительность жизни в условиях, исключающих возможность размножения. При таком задании кривой смертности 99 особей из 100 могут дожить до возраста в интервале от 0 до 2 TM. Однако особь может погибнуть раньше, если попадет в условия, допускающие размножение.

Размножение. Размножение особи становится возможным после достижения возраста TF. Потенциальная плодовитость FP есть функция времени года:

$$FP = F + AF \sin \frac{2\pi t}{TP}, \tag{5.7}$$

где F – средний уровень, относительно которого происходят колебания плодовитости амплитуды AF; t – время; TP – период колебаний. Реальная плодовитость есть функция FP, глубины и плотности популяции. Принято, что размножение возможно только в пределах слоя 0–200 м, причем в этом слое плодовитость линейно снижается с глубиной:

$$FR' = \begin{cases} FP(1 - z/200) \text{ при } z \leqslant 200 \\ 0 \text{ при } z > 200 \end{cases} \tag{5.8}$$

где z – глубина. Влияние факторов, зависящих от численности, задано соотношением;

$$FR = \begin{cases} FR' \text{ при } FR' \leqslant (NMAX - NT) \\ NMAX - NT \text{ при } FR' > (NMAX - NT) \end{cases} \tag{5.9}$$

где NT и $NMAX$ – текущий и максимально возможный размер популяции соответственно. После размножения родительская особь погибает.

Движение. Скорость перемещения по вертикали есть алгебраическая сумма постоянной и случайной компонент. Постоянная компонента V_u представляет собой результат переноса вертикальной составляющей скорости течения, гравитационного погружения и активного движения особи против направления силы тяжести. Случайная компонента есть результат хаотических активных движений на фоне турбулентного перемешивания и определяется эффективным значением коэффициента вертикальной диффузии K_z', не зависящим от глубины. В итоге результирующее перемещение за время Δt определяется случайным числом из нормально распределенной совокупности с математическим ожиданием $V_u \Delta t$ и стандартным отклонением, определяемым в соответствии с формулой (5.1) как

$$\Sigma = \sqrt{2K'_z \Delta t}. \tag{5.10}$$

Модель построена на принципах Монте-Карло, ее элементами являются отдельные особи. Состояние особи характеризуется возрастом и глубиной,

Рис. 5.4. Блок-схема цикла по элементам рабочих массивов

$G(a,b)$ – случайное число из нормально распределенной совокупности с математическим ожиданием a и стандартным отклонением b. Прочие пояснения в тексте

Таблица 5.2

Влияние эффективного коэффициента вертикальной диффузии K'_z (см^2 с$^{-1}$) и возраста особей на среднюю глубину их обитания $\bar{z}$ (м) и на стандартное отклонение вертикального распределения σ (м). Константы: $AF = 0$; $V_u = 0$; $TM = 2$ мес; $TF = 1$ мес.

K'_z	1			10
Возрастная группа	науплии	копеподиты	взрослые	науплии
$\bar{z}$	83	84	89	87
σ	51	54	59	54

значения которых хранятся и модифицируются как i-е элементы массивов T и Z соответственно. Максимальная продолжительность жизни особи хранится как i-й элемент массива $TMAX$. Факт наличия или отсутствия особи, характеристики которой хранятся в виде i-х элементов массивов T, Z и $TMAX$, проверяется по значению i-го элемента массива A: при $A_i = 1$ особь существует, при $A_i = 0$ соответствующие элементы рабочих массивов могут быть использованы для размещения сведений о вновь родившейся особи. Размер рабочих массивов определяется максимальным размером популяции $NMAX$.

Работа программы начинается вводом значений коэффициента вертикальной диффузии особей K'_z, средней продолжительности жизни TM, возраста достижения половозрелости TF, потенциальной плодовитости F, амплитуды ее изменения AF, постоянной компоненты скорости V_u, начального числа особей N и максимального числа временны́х шагов для ограничения времени счета. Элементам массивов A и T присваивается значение 0. После этого N первым элементам массива A присваивается значение 1, N элементам массива Z – значение начальной глубины, N элементам массива $TMAX$ – значения, вырабатываемые генератором нормально распределенных случайных чисел с математическим ожиданием TM и стандартным отклонением $TM/3$, и N элементам массива T – значения $TMAX/2$. Значение коэффициента вертикальной диффузии преобразуется в значение Σ по формуле (5.10). На этом подготовка исходных данных заканчивается, и начинается цикл по времени.

В начале каждого временного шага текущие значения возраста (элементы массива T) увеличиваются на единицу и по формуле (5.7) вычисляется потенциальная плодовитость FP. После этого начинается цикл по элементам рабочих массивов A, Z, T и $TMAX$, блок-схема которого приведена на рис. 5.4. Далее в круглых скобках приведены номера операторов блок-схемы.

Параметру цикла i присваиваются последовательные значения от 1 до $NMAX$ (1–3). Оператор (4) проверяет факт существования особи. Если ее возраст равен 0 (5), то это значит, что она была рождена на данном временно́м шаге после вертикальных перемещений родительской особи. Если возраст особи превышает $TMAX_i$, то она отмирает (7) и размер популяции уменьшается на единицу (8). В противном случае происходит перемещение особи (9–11). Если особь достигла возраста, при котором возможно раз-

10		100		
копеподиты	взрослые	науплии	копеподиты	взрослые
108	142	96	241	358
76	95	54	157	221

множение (12), то по формуле (5.8) вычисляется потенциальная плодовитость на глубине Z_i (13) и по формуле (5.9) и по числу свободных ячеек (14) – реальная плодовитость FR (15, 16). Если она не меньше единицы (17), то родительская особь погибает (18), вычисляется новый размер популяции (19) и операторы (20–31) решают задачу поиска свободных элементов рабочих массивов и размещения в них характеристик родившихся особей, возраст которых приравнивается нулю (27), а глубина – глубине родительской особи (28).

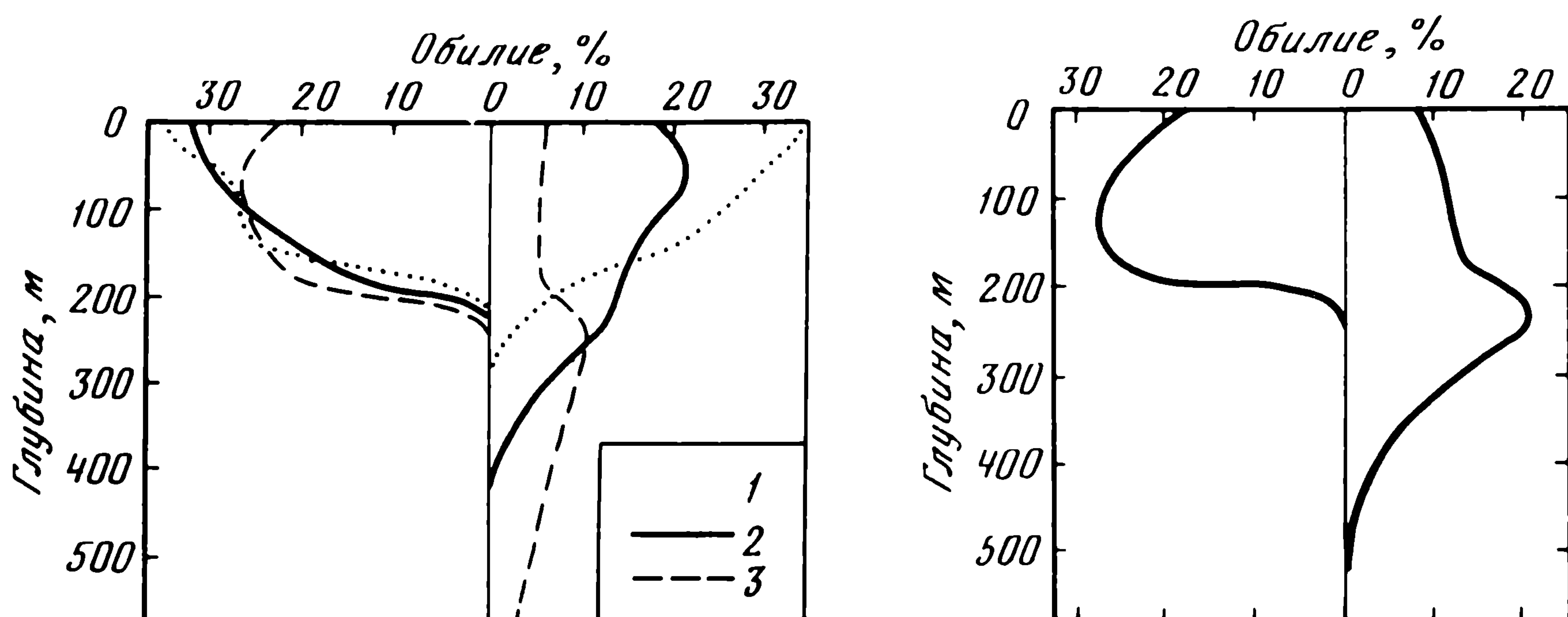
После заданного числа временных шагов программа с шагом 50 м печатает распределение по глубине особей трех возрастных групп с условными названиями: науплиусы ($T_i < TF/2$), копеподиты ($TF/2 \leqslant T_i \leqslant TF$) и взрослые ($T_i > TF$).

Временной шаг модели выбран равным 1 мес., начальная глубина 20 м. Другие константы: $NMAX$= 1000, F = 100. В зависимости от значения TF стационарное состояние популяции обычно достигалось к концу 2–6-го года в масштабе времени моделируемого процесса. На печать выводились результаты 9- и 10-го годов.

Изложение результатов моделирования начнем со случая, когда постоянная компонента скорости движения особей по вертикали V_u = 0 и плодовитость не зависит от времени, т.е. в формуле (5.7) $AF = 0$.

Средняя глубина обитания и стандартное отклонение вертикального распределения выделенных возрастных групп увеличиваются как с возрастом, так и с увеличением эффективного коэффициента вертикальной диффузии (табл. 5.2, рис. 5.5). В результате при средней продолжительности жизни 2 мес. с увеличением K'_z от 1 до 100 см^2 · с$^{-1}$ размах онтогенетической миграции, т.е. разность средней глубины обитания науплиев и взрослых особей, возрастает от 6 до 262 м при почти пятикратном увеличении стандартного отклонения для взрослых особей.

При увеличении средней продолжительности жизни TM размах миграции возрастает. Характер этой зависимости определяется соотношением среднего возраста и возраста достижения половозрелости, а также значением вертикальной скорости V_u. Например, при K'_z = 5 см^2 с$^{-1}$, $TF= TM/4$ и V_u = 0,01 мм с$^{-1}$ (см. раздел 5.3) с увеличением TM от 4 до 18 мес. размах миграции возрастает практически линейно от 100 до 300 м, а при V_u = 0 – от 40 до 80 м. Вертикальная скорость в значительной степени определяет и форму вертикального распределения особей (ср. рис. 5.6 и 5.5, *2*).



Р и с. 5.5. Влияние величины K_z' (см² с⁻¹) на вертикальное распределение науплиев (слева) и взрослых особей (справа)

TM = 2 мес, *TF* = 1 мес, *AF* = 0; V_u = 0. *1* – K_z' = 1; *2* – K_z' = 10; *3* – K_z' = 100

Р и с. 5.6. Вертикальное распределение науплиев (слева) и взрослых особей (справа) модельной популяции

Условия те же, что на рис. 5.5, *2*, но V_u = 0,01 мм ·

Популяция оказывается жизнеспособной лишь при некоторых соотношениях среднего возраста, возраста достижения половозрелости, скорости погружения и коэффициента диффузии. В общем, увеличение K_z' расширяет область возможных значений *TM, TF* и V_u. В случае приближения этих параметров к границе допустимых значений возникают периодические колебания средней глубины обитания и численности отдельных возрастных групп, но при увеличении коэффициента диффузии колебания исчезают.

В работе не ставилась задача численной оценки популяционных параметров. Тем не менее представляет существенный интерес тот факт, что в проведенных машинных экспериментах средняя реальная плодовитость не превышала 20, т.е. оказалась значительно ниже принятого в модели значения потенциальной плодовитости и среднего для копепод значения 39, приведенного в работе Л.Л. Численко (1977).

Если потенциальная плодовитость имеет временной ход, то средняя глубина обитания каждой возрастной группы испытывает периодические изменения, соответствующие определению сезонной миграции. В качестве примера на рис. 5.7 приведены изменения вертикального распределения взрослых особей для случая, когда параметры *F* и *AF* подобраны так, что размножение возможно только в течение 3 мес. (с 3-го по 5-й). Полученная картина представляется вполне реальной и, в частности, похожа на картину сезонной миграции Calanus hyperboreus в Полярном бассейне (см. рис. 5.2, а также Dawson, 1978).

Рассмотренный алгоритм предназначен для моделирования одного из известных типов онтогенетической миграции. Однако после небольших изменений он может быть применен и для имитации других типов жизненного цикла пелагических организмов, в том числе и более сложных. Примером может служить имитационная модель независимой популяции бентопелагических рыб, размножение которых происходит на вершинах подводных возвышен-

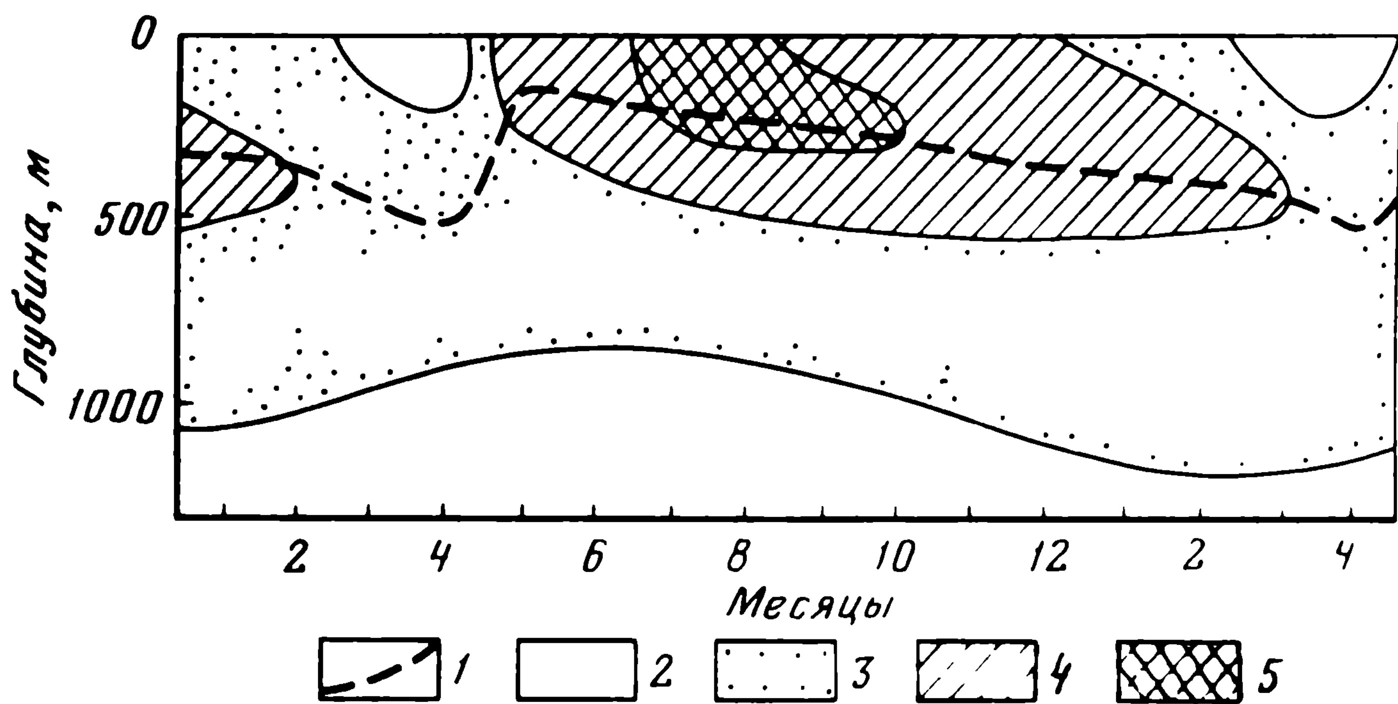


Рис. 5.7. Сезонные изменения вертикального распределения взрослых особей

$K_z' = 10$ см^2 • с$^{-1}$, $TM = 8$ мес; $TF = 2$ мес; $F = -900$, $AF = 1100$; $V_u = 0{,}01$ мм • с$^{-1}$

1 – средняя глубина обитания; объемная плотность в относительных единицах: *2* – 0; *3* – 1 ÷ 25; *4* – 25 ÷ 100; *5* – более 100

ностей, а откорм личинок – в деятельном слое океана (Рудяков, Цейтлин, 1985). Моделирование конкретных популяций пока невозможно из-за отсутствия таких сведений биологического характера, как вид кривой смертности на разных глубинах, характер зависимости плодовитости от глубины, возраста и времени года, зависимость скорости перемещения по вертикали от возраста и зависимость эффективного коэффициента диффузии от глубины. Кроме того, возраст особей отдельных стадий развития или отдельных групп пелагических организмов обычно неизвестен даже в среднем, а на оценки средней глубины обитания и дисперсии вертикального распределения влияет диапазон значений возраста в пределах выделяемых групп особей. Сказанное делает понятным, что верификация предложенной модели пока возможна не на уровне конкретных популяций, а на уровне явления онтогенетической и сезонной миграций в целом. С этой точки зрения модель представляется вполне удовлетворительной: размах миграции и дисперсия вертикального распределения модельной популяции увеличиваются с возрастом и достигают значений, характерных для большинства реальных изученных популяций. Вполне правдоподобной оказалась и асимметричная форма распределения по глубине при скорости погружения и значениях эффективного коэффициента вертикальной диффузии, полученных при анализе эмпирических данных.

Значимость предложенной модели состоит не в конкретно полученных характеристиках, а в наглядной демонстрации того факта, что сезонные и возрастные изменения глубины обитания могут происходить без периодических изменений поведения или физиологии животных.

Явление онтогенетической миграции пелагических животных состоит в изменении глубины обитания в процессе роста особей. В подавляющем большинстве случаев глубина обитания увеличивается с возрастом и сопровождается возрастанием рассеяния особей по глубине. Упрощенно процесс онтогенетической миграции можно представить как погружение с некоторой начальной глубины, сопровождаемое диффузией погружающихся

особей; цикл замыкается в результате случайного попадания особей в слой, где возможно размножение. Скорость онтогенетического погружения пелагических животных оказалась близка к скорости погружения клеток фитопланктона (около 1 м в сутки), а эффективное значение коэффициента вертикальной диффузии животных с точностью до порядка соответствует обычным значениям коэффициента вертикального турбулентного обмена (около 20 $см^2 \ с^{-1}$). Исследование разработанной имитационной модели онтогенетической миграции показало, что ее размах возрастает с увеличением продолжительности жизни особей, а также с ростом коэффициента диффузии и скорости онтогенетического погружения. В рамках модели сезонные миграции возникают при сезонных колебаниях плодовитости. Это значит, что в определенный фиксированный момент времени параметры вертикального распределения некоторой группы особей определяются не только набором параметров среды в то же время: наблюдаемое состояние в значительной степени зависит от прошедших событий.

Глава 6
ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрим итоги исследования вертикального распределения популяций пелагических животных в связи с другими вопросами океанологии.

6.1. МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ КАРТИНЫ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

В итоге обсуждения полученных материалов представляется естественным заключение, что формирование вертикального распределения как всей популяции, так и отдельных групп особей происходит в процессе совершения суточных и онтогенетических миграций. При этом факторы среды синхронизируют перемещения отдельных особей и определяют скорости отдельных процессов той сложной динамической системы, которую образуют океан и население пелагиали. В случае суточной вертикальной миграции пелагических животных имеется в виду зависимость скорости перемещения особей от вязкости и плотности воды во время фазы пассивного погружения, а также от температуры, освещенности и плотности планктона во время фазы активного движения. В случае онтогенетической миграции ход процесса определяется как скоростью онтогенетического погружения особей (зависящей от вертикальной компоненты скорости течения, вертикального профиля физических свойств и биологических свойств организмов), так и рассеянием особей по вертикали (зависящим от интенсивности турбулентной диффузии, от величины случайной компоненты в активном движении особей и от различий их физиологического состояния). Таким образом, абиотические и биотические факторы совместно определяют ход миграций и форму вертикального распределения особей в отдельные моменты времени и поиски доказательств преимущественного значения тех или других едва ли имеют реальные шансы на успех.

Картина распределения организмов по вертикали кажется похожей на распределение особей в лабораторной градиентной установке для изучения преферендумов и кривых толерантности, и поэтому перспектива количественного объяснения особенностей вертикального распределения популяций набором измеряемых факторов среды всегда представлялась весьма заманчивой. В число таких факторов, численные значения которых меняются с глубиной, обычно включают давление, температуру, соленость, плотность, освещенность, концентрацию тех или иных химических соединений, а также обилие пищи и хищников. Такая попытка была предпринята и в начале данного исследования: методом множественного регрессионного анализа была установлена зависимость плотности популяции на глубине z от первых и вторых степеней глубины, температуры, солености и плотности. Полученное уравнение регрессии описывало вертикальное распределение отдельных видов вполне удовлетворительно, так как учет перечисленных независимых переменных объяснял до 98% варьирования плотности популяции по вертикали. Однако уравнение регрессии с коэффициентами, оцененными по данным из некоторого района океана, оказалось совершенно непригодным для оценки вертикального распределения в другом районе или в том же районе, но в другие годы или же в другой сезон.

Причину этой неудачи можно видеть в том, что физиологическое состояние организма определяется не только состоянием среды в данный момент времени, а формируется в течение всей жизни особи. В разделе 3.5 было показано, что двигательная активность при некоторой температуре зависит от температуры в предшествующий период. Скорость пассивного погружения зависит от жирности, а жирность – от условий откорма в прошлом, зачастую весьма отдаленном. Такие важные популяционные параметры, как плодовитость и смертность, также в значительной степени определяются обеспеченностью пищей на предыдущих стадиях развития и роста животных. При моделировании онтогенетической миграции (см. раздел 5.4) характерная глубина обитания отдельных возрастных стадий испытывала периодические колебания в результате сезонных изменений плодовитости. Таким образом, распределение организмов по глубине определяется не только значениями параметров среды в тот же момент времени, но в значительной степени является отражением уже прошедших событий. Этот вывод уже был сформулирован в разделе 5.2, где было сказано, что к такому же заключению приводит анализ горизонтального распределения пелагических животных. Это значит, что надежные прогнозы биологической обстановки едва ли могут быть построены на основе градиентного анализа популяций или исследования преферендумов и кривых толерантности. Основу прогнозирования должен составлять фонд знаний о жизненных циклах и популяционной экологии животных.

6.2. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПЕЛАГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

Пелагические сообщества существенно отличаются от большинства наземных в том отношении, что в океане временная последовательность природных процессов часто воспроизводится в пространстве. Так, по горизонтали последовательные стадии развития планктонных сообществ

(от начальных стадий сукцессии в направлении климакса или от продукционной фазы развития сообщества к деструкционной фазе) оказываются сдвинутыми на последовательно возрастающее расстояние от района апвеллинга (Виноградов и др., 1980). Такая же закономерность наблюдается в горизонтальном размещении организмов последовательных трофических уровней (Виноградов, Воронина, 1964; Vinogradov, 1981). Последовательность стадий развития сообщества организмов обрастания плавающих судов воспроизводится в их размещении на корпусе судна в направлении от носа к корме (Рудякова, 1981). Размер и возраст личинок речных угрей увеличиваются по мере удаления от района нереста (Шмидт, 1947). Последовательность событий во времени часто воспроизводится в пространстве и по вертикали. Так, последовательность образования аммиака из разлагающегося фитопланктона и его превращение в нитриты и затем в нитраты аэробными бактериями в общих чертах прослеживается в вертикальном распределении этих форм азота в океане (Харвей, 1948). Делящиеся клетки Pyrocystis pseudonoctiluca в среднем обнаруживаются на большей глубине, чем вегетативные особи, причем клетки в состоянии окончания митоза оказываются глубже особей, только приступающих к делению (Суханова, Рудяков, 1971). В соответствии с принципом вертикального распределения пелагических планктофагов (Цейтлин, 1976) скопления организмов последующих трофических уровней располагаются глубже скоплений их пищи. Возраст пелагических животных увеличивается по мере удаления от приповерхностного слоя – этого важнейшего, по определению Ю.П. Зайцева (1970), царства, или инкубатора, молоди. Такое пространственное разобщение различных этапов развивающихся во времени процессов, хорошо известное геологам, в общем не характерно для наземных экосистем, где сходные явления известны только для почвенной фауны. А именно, изменения общей численности микроартропод в ходе разложения органических остатков полностью повторяются в вертикальной системе почвенного профиля. Н.М. Чернова (1977), отметившая этот факт, обратила внимание на сходство в этом отношении сукцессий водных и почвенных экосистем, сукцессий, которые она предложила называть "поточными".

Обращает на себя внимание сходство в изменении структурных и функциональных свойств населения пелагиали по вертикали (от поверхности в глубину) и по горизонтали (в направлении от берега или от района подъема вод). В этом сходстве проявляются общие черты циркумграничной структуры океана, теория которой была разработана В.И. Вернадским (1967) и развита Т.А. Айзатуллиным с соавторами (1979). Об основной причине указанного сходства уже говорилось в разделе 5.2. Она состоит в том, что рассеяние веществ и организмов происходит в трехмерной среде и должно изучаться в рамках единой модели трехмерного распределения.

Первый шаг в исследовании свойств этого распределения можно видеть в анализе соотношения горизонтального и вертикального масштабов неоднородностей поля концентрации биологических объектов. В соответствии с предложенной А.С. Мониным (1982) шкалой неоднородностей свойств морской воды, биологические неоднородности, рассмотренные в разделе 1.2.3, следует отнести к микро- или мезомасштабным.

Для них соотношение горизонтального и вертикального масштабов соответствует полученному гидрофизиками и имеет порядок 10^3. Такие неоднородности могут переноситься крупномасштабными течениями и изменение размеров неоднородностей во времени можно в первом приближении описать законами диффузии примеси от точечного источника. А именно, по аналогии с формулой 5.4, для потомства одной особи запишем соотношения

$$L = a\sqrt{K_l t}, \tag{6.1}$$

$$Z = b\sqrt{K_z t}, \tag{6.2}$$

где t – время жизни, L и Z – горизонтальный и вертикальный размеры заселенной потомками области и K_l и K_z – коэффициенты горизонтальной и вертикальной турбулентной диффузии. Разделив (6.1) на (6.2) и считая коэффициенты пропорциональности a и b равными с точностью до порядка, получаем

$$\frac{L}{Z} \approx \sqrt{\frac{K_l}{K_z}} \approx \text{const}. \tag{6.3}$$

Подставив в (6.3) характерные значения K_l ($10^7 \div 10^8$ см^2 с$^{-1}$) и K_z ($10^1 - 10^2$ см^2 с$^{-1}$), заимствованные из работы А.С. Монина и Р.В. Озмидова (1978), получаем для соотношения L и Z оценку 10^3, с точностью до порядка соответствующую эмпирическим данным.

При анализе ареалов пелагических животных применимость изложенной простой диффузионной модели становится сомнительной, так как размеры зоны выселения могут определяться не столько диффузией, сколько структурой поля течений. Тем не менее, по литературным и собственным данным, для 50 видов пелагических остракод соотношение горизонтального (измеренного по меридиану) и вертикального (измеренного по глубине) размеров ареала оказалось заключено в пределах от 1500 до 14000. Среднее соотношение L и Z оказалось равным 6500, т.е. имеющим порядок $10^3 \div 10^4$ Этот результат дает основание считать, что формула (6.3) может оказаться полезной и в биогеографии. Об этом свидетельствует и известный гидробиологам факт взаимосвязи широты ареала и степени эврибатности (Виноградова, 1955, 1958).

Если изложенные соображения справедливы, то сравнительно простые исследования вертикальной структуры пелагических сообществ могут оказаться полезными для построения гипотез относительно свойств их горизонтальной структуры. Правильность этого заключения зависит от того, насколько далеко могут быть распространены аналогии в развитии океанологических процессов по вертикали и горизонтали.

6.3. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА КАК ИСТОЧНИК СВЕДЕНИЙ О ПОТОКЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ГЛУБИНЫ ОКЕАНА

Вопрос об источниках питания глубоководной фауны, ранее представлявший чисто теоретический интерес, в последние годы приобрел весьма существенное практическое значение в связи с оценкой перспектив промысла в глубоководных районах, за пределами экономических зон прибрежных государств.

Пространственное разобщение этапов биологических процессов накладывает заметный отпечаток на трофический облик пелагических сообществ океана. А именно по мере удаления от поверхностей раздела океан – атмосфера и океан – берег отношение продукционных процессов к деструкционным уменьшается. В зоне преобладания деструкционных процессов утрачивает справедливость привычный для многих биологов принцип, в соответствии с которым животные обнаруживаются только там, где имеется достаточное для поддержания их существования количество пищи. В этом убеждают такие примеры, как насекомые в атмосфере на высоте нескольких тысяч метров от поверхности земли (Glick, 1939), не способные питаться во взрослом состоянии виды океанических копепод (Виноградов, 1968), лососи в реках во время нереста (Шмидт, 1947). При прочих равных условиях с увеличением способности переносить неблагоприятные условия, и в частности голодание, увеличивается глубина (и в прямом, и в переносном смысле этого слова) проникновения животных в среду, где их фактический рацион оказывается ниже поддерживающего. Способности пелагических животных переносить голод достаточно велики, и время, за которое 50% особей погибает от голода, измеряется неделями или даже месяцами (Ивлев, 1955; Ikeda, 1974). Наиболее впечатляющим примером служат самки Calanus hyperboreus, половина которых погибает от голода лишь через 6 мес. (Lee, 1974). За столь большой промежуток времени животные могут оказаться очень далеко от слоя и района, в которых происходили размножение и откорм, и существование части популяции, которая обнаруживается на краях ареала (и по горизонтали, и по вертикали), может поддерживаться продукционными процессами в других частях ареала, а не местными ресурсами. Вместе с тем такие экспатрианты служат пищей для обитающих здесь хищников. Убедительным примером жизненности такой ситуации служат лососи, поднявшиеся в реки для нереста. В это время их обилие в реках совершенно не определяется продукцией пресноводного планктона и бентоса, но сами рыбы и их половые продукты представляют собой важный источник пищи для большого числа видов пресноводной и наземной фауны. Роль особей-экспатриантов как источника пищи для фауны зон выселения может оказаться не менее велика, так как возможны случаи, когда даже "большая часть популяции выносится в зону выселения и теряется непроизводительно" (Виноградов, 1977 б, с. 14).

Кроме хемосинтеза (Сорокин, 1982; Парсонс и др., 1982), можно говорить о двух основных источниках пищи глубоководных животных: поток погружающегося детрита, включающего трупы и фекалии, и поток живых организмов (Уиттекер, 1980), выселяющихся из поверхностных слоев.

В последние годы мнение о пищевой неполноценности частиц детрита значительно изменилось. Действительно, при температуре 20° в разлагаю-

щемся сестоне остается 50% исходного количества белка через 10 ч, а 10% – через 111 ч; однако даже через три недели после смерти содержание белка в трупах зоопланктона составляет около 1% его исходного количества (Рудяков и др., 1984). Происходящие при разложении процессы весьма сложны, и, скорее всего, остаточный белок, о котором идет речь, представляет собой автохтонный продукт синтеза гетеротрофной микрофлоры, которая использует остатки сестона в качестве субстрата и потребляет минеральный фосфор и растворенное органическое вещество (Finenko, Zaika, 1970) непосредственно из воды. Погружаясь со средней скоростью, в три раза меньшей начальной (Степанов, Светличный, 1981), трупы копепод среднего размера (около 3 мм) в соответствии с формулой (2.4) переместятся за три недели на 1800 м и будут представлять существенный источник питания глубоководного планктона, биомасса которого на этой глубине, по данным М.Е.Виноградова (1968), составляет около 1% биомассы в верхнем перемешанном слое.

Погружающиеся трупы животных образуют лишь часть потока детрита, общая оценка которого дана в работах В.Б.Цейтлина (1981в, г). Попытаемся оценить поток живых организмов.

В разделе 5.2 было показано, что на отрезках времени, сопоставимых с длительностью жизни особей, перемещение пелагических организмов в пространстве можно рассматривать как стохастический процесс и использовать для его описания уравнение диффузии. Возможность применения этого математического аппарата подтверждается наличием значительной случайной компоненты в движении отдельной особи, а также видимой неспособностью особей компенсировать вертикальный перенос, вызванный конвекцией, внутренними волнами и турбулентной диффузией, что проявляется в высоком рассеянии животных по вертикали. Поэтому значения эффективного коэффициента вертикальной диффузии пелагических животных K'_z и скорости онтогенетического погружения v_u, полученные в разделе 5.3, могут быть использованы для приближенной оценки потока живых особей в глубину независимо от степени синхронизации суточных вертикальных перемещений отдельных организмов.

Поток биомассы выселяющихся из вышележащего слоя особей представляет собой сумму потока, обусловленного диффузией в соответствии с законом Фика:

$$\Phi_d = -K'_z \frac{d}{dz} B(z) \qquad (6.4)$$

и потока, обязанного онтогенетическому погружению:

$$\Phi_m = v_u B(z), \qquad (6.5)$$

где $B(z)$ – биомасса планктона на глубине z (Рудяков, 1982 в).

По данным М.Е. Виноградова (1968), усредненным для тропических вод океана, в слое 100–800 м биомасса мезопланктона $B(z) = 2{,}7 \quad 10^3 z^{-1}$ мг · м$^{-3}$ и глубже 800 м $B(z) = 6{,}9 \exp(-9{,}4 \quad 10^{-4} z)$ мг · м$^{-3}$ (Цейтлин, 1981 г). Если оценить первичную продукцию в тропиках величиной 3800 мг м$^{-2}$ сут$^{-1}$ (Цейтлин, 1981 в), то при $K'_z = 24$ см^2 с$^{-1}$ и $v_u = 9 \quad 10^{-4}$ см · с$^{-1}$ вычисления по формулам (6.4–6.5) приводят к результатам, представленным в табл. 6.1

Таблица 6.1

Поток Ф биомассы мезопланктона в направлении дна (мг · $м^{-2}$ · $сут^{-1}$) и его отношение (%) к величине первичной продукции P на разных глубинах в тропиках (Рудяков, 1982 в)

z, м	$Ф_d$	$Ф_m$	Ф	$Ф/P$
200	13,9	10,3	24,2	0,64
500	2,2	4,1	6,3	0,17
1000	0,5	2,0	2,5	0,07
2000	0,2	0,8	1,0	0,03

Поток биомассы оказался на 1–2 порядка меньше потока детрита, оцененного В.Б. Цейтлиным (1981 г). Однако следует иметь в виду приближенный характер расчета: K_z есть функция глубины, а для верхнего слоя – и времени года. Кроме того, имеются сведения о том, что характерное время миграции некоторых массовых видов умеренных широт значительно меньше длительности развития (Виноградов, 1968). По-видимому, скорость онтогенетического погружения таких видов приближается к 10^{-2} см · $с^{-1}$. Учитывая, что биомасса мезопланктона в этих районах на порядок больше тропической (Виноградов, 1968), приходим к выводу, что в некоторые сезоны поток биомассы в умеренных широтах может быть сопоставим с потоком детрита в тропиках.

Судя по результатам исследования Calanus hyperboreus (см. раздел 5.1), сезонные колебания обилия и, следовательно, потока биомассы отдельных видов прослеживаются до глубины порядка полутора–двух тысяч метров. Сезонные изменения потока органического углерода обнаружены в Саргассовом море на глубине, превышающей 3000 м (Deuser, Ross, 1980; Ittekkof et al., 1984). Такие колебания потока пищевых частиц могут синхронизировать жизненные циклы глубоководных бентосных животных и рыб, на сезонный ход размножения которых указывают результаты некоторых исследований (Расс, 1959; Rokop, 1977).

6.4. СООТНОШЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ И ВРЕМЕННЫХ МАСШТАБОВ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ОКЕАНЕ

Рассмотренные в предлагаемой работе биологические процессы различных пространственно-временных масштабов принимают участие в формировании размерной иерархии неоднородностей поля концентрации пелагических организмов. Определение размеров таких неоднородностей оказывается основной решаемой задачей тех разделов гидробиологии, где измерение скоростей процессов по тем или иным причинам невозможно. Поэтому оценка соотношения пространственных и временных масштабов представляет существенный интерес.

В настоящее время представляется возможным говорить о четырех группах биологических процессов, соотношение масштабов которых с масштабами гидрофизических процессов (Монин, 1982) изображено на рис. 6.1, где в качестве пространственного масштаба использован масштаб по вертикали. Кроме случаев, оговоренных особо, речь будет идти о

животных размером от десятых долей миллиметра до нескольких санти-метров. Размеры выделенных областей биологических процессов в значительной степени соответствуют степени изученности, а их форма лишь отражает точку зрения автора.

1. Область поведенческих актов. Минимальную длительность имеют такие поведенческие реакции, как бросок на добычу или уход от хищника. Она измеряется миллисекундами, и при мгновенной скорости порядка 100 см · $с^{-1}$ (Петипа, 1981) пространственный масштаб перемещения составляет около 1 мм. При нападении на добычу дальность броска не превышает нескольких длин тела хищника и для животных рассматриваемого размерного диапазона составляет от миллиметра до десятка сантиметров.

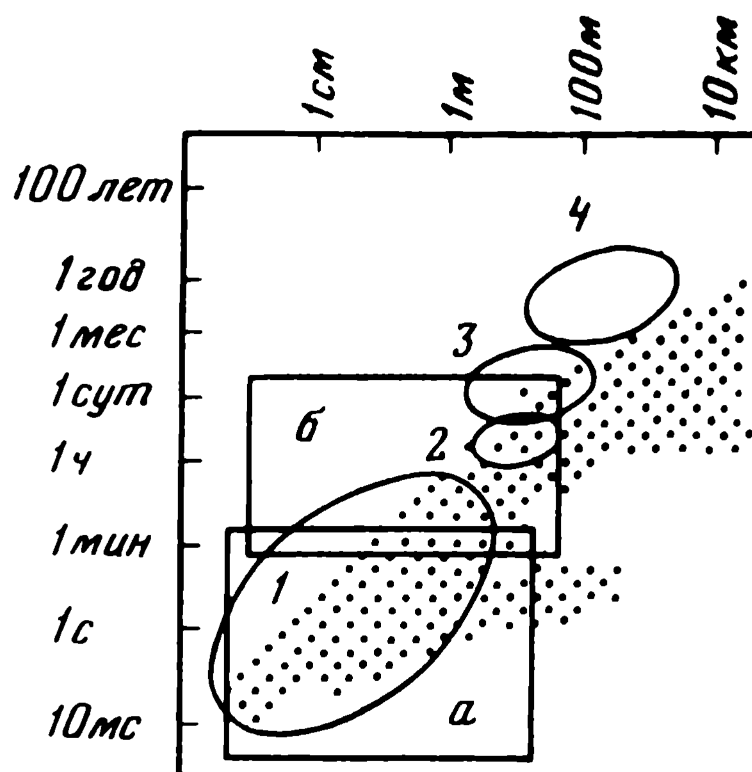


Рис. 6.1. Пространственно-временные масштабы биологических и физических процессов в океане (физические процессы по: А.С. Монин, 1982)

Физические процессы: *а* – мелкомасштабная турбулентность; *б* – вертикальная слоистая микроструктура; точками обозначена область наиболее вероятных масштабов. Биологические процессы: *1* – поведенческие акты; *2* – микроструктура биологических полей; *3* – физиологические ритмы; *4* – необратимые изменения физиологии и поведения

Примером наиболее длительных поведенческих реакций могут служить поедание крупных пищевых частиц пелагическими остракодами (до 15–20 мин) и акт копуляции копепод (до нескольких часов). Погружаясь со скоростью порядка 1 дт · $с^{-1}$, животное за это время может переместиться на несколько метров или десятков метров. Другие проявления поведения, например вертикальные движения копепод типа "прыжок и погружение", хорошо укладываются в пределы выделенной области, средняя часть которой соответствует активному движению со скоростью порядка нескольких длин тела в секунду.

2. Область процессов формирования биологической вертикальной микроструктуры изучена в наименьшей степени. Судя по результатам, представленным в разделе 1.2.3, биологические неоднородности масштаба десятков метров имеют время жизни порядка часов. Доказано существование таких неоднородностей и в сантиметровой шкале (Cassie, 1959), но время их жизни не установлено.

3. Область физиологических эндо- и экзогенных ритмов включает полусуточные, суточные и, возможно, лунные (т.е. с периодом, равным лунному месяцу) вертикальные миграции особей. Существенно, что продолжительность жизни по крайней мере в несколько раз превышает период ритма. Продолжительность жизни есть функция веса (Цейтлин, 1981 б) или размера (Bonner, 1965; Пианка, 1981) тела. Поэтому организмы размером менее 100 мкм и с характерным временем жизни менее суток не могут совершать миграции с периодом сутки и более. В частности, механизм суточных из-

менений вертикального распределения планктонных водорослей, характерное время жизни которых составляет около суток, по-видимому, близок к механизму онтогенетических, а не суточных миграций более крупных животных.

4. Область необратимых изменений физиологии и поведения особей включает возрастные и сезонные вертикальные миграции. Изученные процессы этой группы имеют характерное время, равное или близкое к средней продолжительности жизни особей избранного размерного диапазона – от суток до нескольких лет. Их вертикальный масштаб – от нескольких метров до нескольких километров, т.е. эти явления могут охватывать всю водную толщу океана.

При сопоставлении с физическими процессами обращает на себя внимание сходство в области малых масштабов: область поведенческих актов почти полностью совпадает с областью квазиизотропной мелкомасштабной турбулентности и лишь небольшая ее часть соответствует области физических процессов, формирующих вертикальную слоистую микроструктуру. В пределах последней полностью размещается область микроструктуры вертикального распределения пелагических организмов и часть области физиологических ритмов. При дальнейшем увеличении масштаба область развития биологических процессов выходит из зоны наиболее вероятных масштабов физических процессов. Однако это различие, видимо, не имеет принципиального характера, так как в схеме А.С. Монина основное внимание уделено не вертикальным, а горизонтальным масштабам. Во всяком случае, выделенным на рис. 6.1 областям физиологических ритмов и необратимых изменений физиологии и поведения вполне соответствуют глубины проникновения суточных и сезонных перестроек термохалинной структуры вод океана (Монин и др., 1974; Гершанович, Муромцев, 1982; Карлин и др., 1984).

Совпадение пространственно-временных масштабов биологических и физических процессов в водоемах давно обсуждается планктонологами (см.: Киселев, 1980; Denman, Gargett, 1983; Venrick, 1984; Legendre, Demers, 1984). Его существование вполне объяснимо с позиций теории естественного отбора, в данном случае отбора форм, биологические особенности и жизненные циклы которых в наибольшей степени соответствуют изменчивости среды обитания. Важно отметить, что гидробиологи часто переоценивают роль поведения животных в формировании пространственной структуры сообществ и уделяют незаслуженно мало внимания гидродинамическим процессам.

Области масштабов биологических процессов расположены вдоль кривой, уравнение которой имеет вид

$$S_t = 0{,}01\, S_z^{5/3}, \qquad (6.6)$$

где временной масштаб S_t выражен в сутках, а вертикальный масштаб S_z – в метрах. В соответствии с этой формулой при увеличении диапазона вертикального распределения популяции увеличивается длительность его формирования, и, следовательно, при обычном ходе онтогенетической миграции чем глубже обитают взрослые особи, тем больше их средний возраст. Более конкретные сведения о форме этой зависимости в области больших масштабов были приведены на рис. 5.3, откуда следует, что при

уровне значимости 0,05 связь возраста особей и размаха совершаемой онтогенетической миграции выражается эмпирической формулой

$$t = (0{,}045 \pm 0{,}005)\,R, \qquad (6.7)$$

где возраст t измерен в месяцах, а размах миграции R – в м. Но для видов с размахом онтогенетической миграции, превышающим несколько сотен метров, можно считать, что онтогенетическое погружение начинается от поверхности. Тогда формулу (6.7) можно понимать как выражение зависимости возраста или длительности развития от глубины обитания животных. Эта зависимость соответствует современным представлениям о биологии и энергетике глубоководных животных (Цейтлин, 1983), что свидетельствует о возможности ее использования для приближенной оценки скорости развития животных различных глубин. Так, по данным М.Е. Виноградова (1968), видовой состав пелагической фауны достигает наибольшего разнообразия в слое 700–1000 м. Так как в большинстве случаев определение видовой принадлежности производится по взрослым особям, то в соответствии с формулой (6.7) средний возраст особей этого слоя можно оценить в 2–4 года или в 1,5–2,5 года – по более общей формуле (6.6).

Если изложенные соображения справедливы, то рис. 6.1 и формула (6.7) подтверждают правильность известного мнения (Дружинин, Пшеничный, 1979; Полонский, 1979) о снижении скорости восстановления ресурсов с глубиной и, следовательно, свидетельствуют о малых перспективах глубоководного пелагического промысла. По-видимому, исключительно глубоководный промысел мог бы оказаться относительно безвредным для эксплуатируемых популяций, так как из них изымались бы лишь особи старших возрастов, предположительно с пониженной репродуктивной ценностью. Однако личиночные формы и молодые особи возможных объектов промысла обитают на малой глубине и, следовательно, подвержены всем формам отрицательного антропогенного воздействия.

Близкое соответствие масштабов биологических и физических процессов позволяет надеяться, что оценка толщины деятельного слоя океана по биологическим параметрам принципиально не отличается от оценок по гидрофизическим данным. Действительно, нижняя граница планктоклина (слоя резкого уменьшения биомассы) в общем соответствует нижней границе термоклина и не опускается глубже 500 м (Longhurst, 1976в). Так как варьирование измеряемого параметра обычно снижается с уменьшением его вертикального градиента (см. раздел 1.2.3; Гершанович, Муромцев, 1982), то следует ожидать существенного ослабления колебаний биомассы планктона (вплоть до сезонных) на глубинах, превышающих 500 м.

В соответствии с концепцией онтогенетических миграций, изложенной в гл. 5, сезонные колебания плотности планктона деятельного слоя служат источником волн плотности планктона, распространяющихся в направлении дна и затухающих с глубиной. По-видимому, прохождение таких волн может быть замечено при круглогодичных измерениях плотности планктона на некоторой фиксированной глубине горизонтально буксируемыми сетями. Метод вертикальных ловов не пригоден для выполнения такой работы. Действительно, по формуле (6.6) периоду 365 дней соответствует вертикальный масштаб порядка 500 м. Это делает понятным факт отсут-

ствия колебаний биомассы на глубине более 500 м при вертикальных обловах по слоям большой протяженности (500 м и более) (Wiborg, 1954; McAllister, 1961; Виноградов, 1968; Deevey, Brooks, 1971; Кособокова, 1982) или, во всяком случае, значительного ослабления таких колебаний (Wiborg, 1958). Усреднение по глубине равносильно усреднению по времени, и это обстоятельство может быть использовано для коррекции имеющихся карт биомассы поверхностного зоопланктона (Виноградов, 1977а) по более устойчивым данным о биомассе планктона глубоких слоев достаточной протяженности. Аналогичный прием используется для построения карт среднегодовой температуры воздуха в Антарктиде и состоит в замене значений картируемой величины результатами несравненно более простых измерений температуры на нижней границе деятельного слоя льда (Лосев, 1982). Возможность такого подхода к задаче картирования обилия поверхностного планктона подтверждается параллельным ходом кривых изменения биомассы планктона с глубиной в различных по продуктивности районах океана (Виноградов, 1968).

Для уточнения полученных заключений требуются надежные методы определения возраста пелагических организмов. Такие методы существуют (Ettershank, 1983), и их дальнейшая разработка должна рассматриваться как одно из необходимых условий дальнейшего прогресса гидробиологии.

По горизонтали хорошее соответствие пространственно-временных масштабов биологических и физических явлений в океане было показано К.В.Беклемишевым (1969), по мнению которого "из всех существующих на земле биоценозов пелагические биоценозы больше всего зависят от внешней среды. Причина этого – непрерывная и сильная подвижность последней... Пространственное строение внешней среды и его изменения ведут за собой такое же строение и перестройки пелагических биоценозов, каждый из которых немногим более устойчив и индивидуален, чем содержащая его водная масса" (с. 20). Сведения, содержащиеся в данной работе, говорят о справедливости этого заключения и для явлений, развивающихся по вертикали. Эти факты доказывают единство процессов, формирующих облик океана, и возможность синтеза наук, имеющих целью количественное его описание.

ВЫВОДЫ

В заключение перечислим результаты проведенного исследования, которые представляются наиболее существенными.

1. Задача численного описания и множественного сравнения вертикального распределения пелагических организмов диктует необходимость применения статистических методов обработки имеющихся данных. Изменение плотности популяции с глубиной предлагается рассматривать как распределение в математическом смысле, важнейшими параметрами которого служат средняя глубина обитания, стандартное отклонение вертикального распределения, его асимметрия и эксцесс. Проведенное исследование привело к заключению, что для описания вертикального распределения вполне приемлема лог-нормальная модель, так как оно может быть приведено к нормальному виду путем замены значений глубины логарифмами этих значений. Это позволяет снизить число параметров до двух и применить в статистической обработке данных известные приемы оценки результатов биологических испытаний – пробит- или логит-анализ. Существенно, что эти методы нетребовательны к способу получения исходных данных, которые могут быть получены не только послойным обловом водной толщи замыкающимися орудиями лова, но и ловами без замыкания.

2. При увеличении средней глубины обитания наблюдается уменьшение высоких положительных значений асимметрии и эксцесса вертикального распределения до значений, близких к нулю. Это значит, что вертикальное распределение глубже живущих видов не имеет резких отклонений от нормального закона, характерных для распределения приповерхностных видов. Для видов со средней глубиной обитания менее 300 м стандартное отклонение распределения по глубине прямо пропорционально корню квадратному из средней глубины обитания; для более глубоководных видов увеличение стандартного отклонения происходит значительно медленнее. Форма этой зависимости в числе прочих условий определяется глубиной водоема. Для видов придонной фауны и стадий жизненного цикла, контактирующих с дном водоема, гипотеза лог-нормальности вертикального распределения может оказаться верной после замены отсчета расстояния от поверхности отсчетом расстояния от дна.

3. Анализ тонкой структуры вертикального распределения показал, что неоднородности поля концентрации пелагических организмов при вертикальном масштабе порядка 10 м могут сохраняться по крайней мере в течение 6–9 ч. Соотношение горизонтального и вертикального масштабов таких неоднородностей имеет порядок 10^3

4. Скорость пассивного перемещения пелагических животных под влиянием силы тяжести обычно увеличивается с возрастом и зависит от физиологического состояния особей. Примеры пелагических организмов с нейтральной плавучестью весьма немногочисленны, и в диапазоне размеров организмов от 100 мкм до 10 см скорость пассивного погружения близка к одной длине тела в секунду.

5. В среднем скорость активного движения пелагических животных превышает скорость их гравитационного погружения в 4–6 раз, но это соотношение может нарушаться при изменении температуры, обилия планктона и плотности пищевых частиц. Кроме того, суточный ритм двигательной активности пелагических животных вызывает колебания соотношения скорости активного движения особей и скорости их гравитационного перемещения.

6. Размах суточной вертикальной миграции пелагических животных прямо пропорционален скорости их пассивного погружения и обычно увеличивается с возрастом особей. Для животных, удельный вес которых превышает удельный вес воды, картина суточной вертикальной миграции определяется колебаниями скорости активного движения, которые в изученных случаях происходят без изменения знака скорости, т.е. при постоянном направлении активного движения особей. В результате имитационного моделирования суточной миграции получено удовлетворительное соответствие вертикального распределения модельной и некоторых реальных популяций. Кроме того, в рамках модели хорошо согласуются характеристики поведения и энергетического баланса животных.

7. Процесс онтогенетической миграции можно представить как погружение с некоторой начальной глубины, сопровождаемое диффузией погружающихся особей. Скорость онтогенетического погружения составляет около 1 м в сутки, а эффективное значение коэффициента вертикальной диффузии животных с точностью до порядка соответствует значениям коэффициента вертикального турбулентного обмена (около 20 $см^2 \cdot с^{-1}$). Исследование эмпирических данных и разработанной имитационной модели онтогенетической миграции показало, что размах миграции возрастает с увеличением длительности жизни особей, а также с ростом коэффициента диффузии. В рамках модели сезонные миграции возникают при сезонных колебаниях плодовитости.

8. Рассеяние веществ и организмов в трехмерном пространстве пелагиали приводит к сходству в изменении некоторых структурных и функциональных свойств населения по вертикали и по горизонтали. В частности, по мере удаления от границ океана с атмосферой и берегом наблюдается увеличение относительной роли деструкционных процессов. Соотношения горизонтального и вертикального масштабов биологических и гидрофизических неоднородностей в океане совпадают, что, по-видимому, может рассматриваться как следствие соотношения коэффициентов горизонтального и вертикального турбулентного обмена.

9. В тропических районах океана поток биомассы особей, выселяющихся в глубину из поверхностных слоев в ходе онтогенетической миграции, на 1–2 порядка меньше потока детрита.

10. Анализ пространственно-временных масштабов биологических про-

цессов в океане показал, что с увеличением глубины обитания пелагических животных увеличивается продолжительность их развития, что может свидетельствовать о малых перспективах глубоководного пелагического промысла.

11. Для построения карт распределения среднегодовой биомассы поверхностного планктона могут быть использованы не подверженные значительной сезонной изменчивости данные о биомассе планктона в глубинных слоях достаточной протяженности.

ЛИТЕРАТУРА

Айзатуллин Т.А., Лебедев В.Л., Хайлов К.М. Океан: Активные поверхности и жизнь. Л.: Гидрометеоиздат, 1979. 191 с.

Айтсам А., Краав В., Юхат М., Лланеметс Я. Эксперимент по исследованию переноса веществ через термоклин. – Geol. Geoph. Veroff., 1979, вып. 4, № 30, с. 133–136.

Андронов В.Н. Особенности состава и распределения планктона (преимущественно Calanoida) у побережья Намибии.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОАН СССР, 1975. 24 с.

Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука, 1969. 292 с.

Беляев В.С., Озмидов Р.В. Модель вертикального турбулентного обмена в океане при перемежающейся турбулентности. – ДАН СССР, 1980, т. 254, № 2, с. 995–998.

Бирюлин Г.М. Внутренние волны как фактор распределения организмов в пелагиали. – Изв. ТИНРО, 1955, т. 43, с. 208–210.

Богоров В.Г. Суточное вертикальное распределение планктона в полярных условиях (в юго-восточной части Баренцева моря) – Тр. ПИНРО, 1938, вып. 2, с. 287–311.

Богоров В.Г. Особенности суточной вертикальной миграции зоопланктона в полярных морях. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1946, т. 1, с. 151–158.

Богоров В.Г. Вертикальное распределение зоопланктона и вертикальное расчленение вод океана. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1948, т. 2, с. 43–59.

Богоров В.Г. Планктон Мирового океана. М.: Наука, 1974. 320 с.

Богоров В.Г., Тареев Б.А. Глубины океана и вопрос захоронения в них радиоактивных отходов. – Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1960, № 4, с. 3–10.

Бреховских Л.М. Современная стратегия в исследованиях и освоении Мирового океана. – В кн.: Проблемы исследования и освоения Мирового океана. Л.: Судостроение, 1979, с. 11–35.

Бреховских Л.М. Внимая океану. М.: Сов. Россия, 1982. 80 с.

Бреховских Л.М., Лысанов Ю.П. Теоретические основы акустики океана. Л.: Гидрометеоиздат, 1982. 264 с.

Бродский К.А., Никитин М.М. Гидробиологические работы. – В кн.: Материалы наблюдений научно-исследовательской дрейфующей станции 1950/51 г. Л.: Мор. трансп., 1955, т. 1, с. 404–465.

Бурков В.А. Общая циркуляция Мирового океана. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 253 с.

Бюннинг Е. Физиологические часы. М.: Изд-во иностр. лит., 1961. 184 с.

Ван дер Варден Б.Л. Математическая статистика. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 434 с.

Вернадский В.И. Живое вещество в химии моря. Пг.: Науч. хим.-техн. изд-во, 1923. 36 с.

Вернадский В.И. Биосфера. М.: Мысль, 1967. 376 с.

Виленкин Б.Я., Виленкина М.Н. Дыхание водных беспозвоночных. – В кн.: Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. М.: ВИНИТИ, 1979, т. 6, с. 1–144.

Виноградов М.Е. Роль вертикальных миграций зоопланктона в питании глубоководных животных. – Природа, 1953, №6, с. 95–96.

Виноградов М.Е. Суточные вертикальные миграции зоопланктона в дальневосточных морях. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1954, т.8, с. 164–199.

Виноградов М.Е. Вертикальные миграции зоопланктона и их роль в питании глубоководной пелагической фауны. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1955, т. 13, с. 71–76.

Виноградов М.Е. Источники питания глубоководной фауны: О скорости разложения отмерших Pteropoda. – ДАН СССР, 1961, т. 138, №6, с. 1439–1442.

Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1968. 320 с.

Виноградов М.Е. О глубине ночного подъема звукорассеивающих слоев в центральной части Тихого океана. – Океанология, 1974, т. 14, вып. 6, с. 1082–1086.

Виноградов М.Е. Зоопланктон. – В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977а, с. 65–68. (Океанология, Биология океана; Т. 1).

Виноградов М.Е. Пространственно-динамический аспект существования сообществ пелагиали. – В кн.: Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977б, с. 14–23. (Океанология. Биология океана; Т. 2).

Виноградов М.Е., Арашкевич Е.Г. Вертикальное распределение интерзональных копепод-фильтраторов и их роль в сообществах различных глубин северо-западной части Тихого океана. – Океанология, 1969, т. 9, вып. 3, с. 488–499.

Виноградов М.Е., Воронина Н.М. Распределение планктона в водах экваториальных течений Тихого океана. II. Вертикальное распределение отдельных видов. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1964, т. 65, с. 58–76.

Виноградов М.Е., Рудяков Ю.А. Суточные изменения вертикального распределения общей биомассы планктона в западной экваториальной Пацифике. – В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М.: Наука, 1971, с. 179–188.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Особенности вертикального распределения черноморского зоооплanктона. – В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980, с. 179–190.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Оценка концентрации черноморских медуз, гребневиков и калянуса по наблюдениям из подводного аппарата "Аргус". – Океанология, 1982, т. 22, вып. 3, с. 473–479.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Лебедева Л.П. Функциональные характеристики сообществ северной части перуанского апвеллинга. – В кн.: Экосистемы пелагиали перуанского района. М.: Наука, 1980, с. 242–257.

Виноградова Н.Г Географическое распространение глубоководной донной фауны.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОАН СССР, 1955. 13 с.

Виноградова Н.Г. Вертикальное распределение глубоководной донной фауны океана. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1958, т. 27, с. 87–122.

Воронина Н.М. О кажущихся изменениях количества зоопланктона в течение суток. – Зоол. журнал., 1958, т. 37, № 7, с. 989–996.

Воронина Н.М. Вертикальное распределение антарктических копепод Calanus propinquus и Calanoides acutus. – Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1974, т. 20, с. 246–268.

Воронина Н.М. К экологии и биогеографии планктона Южного океана. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1975, т. 103, с. 60–87.

√ *Гарнич Н.Г Миропольский Ю.З.* О некоторых свойствах тонкой термической структуры вод океана. – Океанология, 1974, т. 14, вып. 4, с. 595–601.

Гейнрих А.К., Кособокова К.Н., Рудяков Ю.А. Сезонные изменения вертикального распределения некоторых массовых копепод Арктического бассейна. – В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980, с. 155–166.

Гептнер М.В. Анализ таксономии и закономерностей вертикального распределения веслоногих ракообразных (Copepoda, Calanoida) на примере семейств Euchaetidae Lucicutiidae и Heterorhabdidae в северо-западной части Тихого океана.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОАН СССР, 1973. 17 с.

Гептнер М.В. Опыт характеристики вертикальных границ ареалов применительно к морским глубоководным животным (на примере Copepoda, Calanoida). – Океанология, 1981, т. 21, вып. 6, с. 1079–1083.

Гершанович Д.Е., Муромцев А.М. Океанологические основы биологической продуктивности Мирового океана. Л.: Гидрометеоиздат, 1982. 320 с.

Гительзон И.И. Живой свет океана. М.: Наука, 1976. 120 с.

Гительзон И.И. Биолюминесценция. – В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977, с. 318–340.

(Океанология. Биология океана; Т.1).

Грузов Л.Н. Суточные изменения биомассы зоопланктона в районах полярного фронта в зоне Восточно-Исландского течения. – В кн.: Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманск, 1961, с. 167–174.

Грузов Л.Н., Алексеева Л.Г. Весовые характеристики копепод экваториальной Атлантики. – Океанология, 1970, т. 10, вып. 6, с. 1076–1085.

Дзюбан Н.А. О питании некоторых Cyclopidae.– ДАН СССР, 1937, т. 17, № 6, с. 315–318.

Добровольский А.Д. Об определении водных масс. – Океанология, 1961, т. 1, вып. 1, с. 12–24.

Дружинин А.Д., Пшеничный Б.Д. Некоторые проблемы глубоководного рыбного промысла. – В кн.: Проблемы исследования и освоения Мирового океана. Л.: Судостроение, 1979, с. 315–320.

Ерлов Н.Г. Оптика моря. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 247 с.

Заика В.Е., Островская Н.А. Суточный ход численности микрозоопланктона в поверхностном слое Средиземного моря. – Океанология, 1972, т. 12, вып. 5, с. 868–873.

Заика В.Е., Морякова В.К., Островская Н.А. и др. Распределение морского микрозоопланктона. Киев: Наук. думка, 1976. 92 с.

Заикин А.Н., Рудяков Ю.А. Скорость движения планктонных ракообразных. – Океанология, 1976а, т. 16, вып. 5, с. 902–906.

Заикин А.Н., Рудяков Ю.А. Механизм регуляции скорости пассивного погружения у планктонных остракод. – ДАН СССР, 1976 б, т. 231, № 5, с. 246–247.

Заикин А.Н., Рудяков Ю.А. Частота плавательных движений планктонных ракообразных. – Океанология, 1977, т. 17, вып.1, с. 139–141.

Зайцев Ю.П. Морская нейстонология. Киев: Наук. думка, 1970. 254 с.

Зубов Н.Н. Океанологические таблицы. Л.: Гидрометеоиздат, 1957. 406 с.

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.

Ивлева И.В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наук. думка, 1981. 232 с.

Карлин Л.Н., Клюйков Е.Ю., Кутько В.П., Стасенко В.Н. Изменчивость термохалинной структуры верхних слоев океана. Обнинск: ВНИИГМИ–МЦД, 1984. 186 с.

Кашин С.М., Рудяков Ю.А. Плавание лептодоры. – Биология внутр. вод.: Информ. бюл., 1978, т. 39, с. 48–52.

Кашкаров Д.Н. Основы экологии животных. Л.: Учпедгиз, 1945. 383 с.

Кашкин Н.И. Фауна звукорассеивающих слоев. – В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977, с. 299–317. (Океанология. Биология океана; Т.1).

Кашкин Н.И. Мезопелагический микронектон как фактор рыбопродуктивности океанических банок. – В кн.: Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана: (Биология, физика, химия). М.: Наука, 1984, с. 285–291.

Кестевен Д.Л. Распределение морских организмов – рыб. – В кн.: Основные проблемы океанологии: Докл. на пленар. заседаниях Второго междунар. океаногр. конгр., Москва, 30 мая–9 июня 1966 г. М.: Наука, 1968, с. 164–182.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1969. Т.1, 657 с.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1980. Т.2, 440 с.

Комфорт А. Биология старения. М.: Мир, 1967. 397 с.

Кособокова К.Н. Состав и распределение биомассы зоопланктона Центрального Арктического бассейна. – Океанология, 1982, т. 22, вып. 6, с. 1007–1015.

Кособокова К.Н., Куликов А.С., Рудяков Ю.А. Ловы без замыкания как метод изучения вертикального и горизонтального распределения пелагических организмов в Арктике. – В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980, с. 183–195.

Краусс В. Внутренние волны: методы и результаты теоретической океанографии. Л.: Гидрометеоиздат, 1968. 272 с.

Лисицын А.П. Процессы океанской седиментации. М.: Наука, 1978. 392 с.

Логачев В.С., Мордвинов Ю.Е. Скорость плавания и активность личинок бычка-кругляка и некоторых хищных ра-

кообразных Черного моря. – Биология моря, 1979, т.3, с. 77–80.
Лосев К.С. Антарктический ледниковый покров. М.: Наука, 1982. 159 с.
Макштас Я.П., Сабинин К.Д. К вопросу о связи глубины звукорассеивающих слоев с внутренними волнами в океане. – Океанология, 1972, т. 12, вып. 4.
Мантейфель Б.П. Вертикальные миграции морских организмов. I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона. – Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР, 1960, т.13, с. 62–117.
Меншуткин В.В., Рудяков Ю.А. Математическое моделирование суточных вертикальных миграций зоопланктона. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1975, т. 102, с. 288–294.
Меншуткин В.В., Финенко З.З. Математическое моделирование процесса развития фитопланктона в условиях океанического апвеллинга. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1975, т. 102, с. 175–183.
Минкина Н.И. Пространственно-временные характеристики плавания копепод. – Экология моря, 1983, т. 14, с. 38–43.
Митропольский А.К. Техника статистических вычислений. М.: Наука, 1971. 576 с.
Монаков А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л.: Наука, 1976. 170 с.
Монин А.С. Стратификация и циркуляция океана. – В кн.: Каменкович В.М., Кошляков М.Н., Монин А.С., Синоптические вихри в океане. Л.: Гидрометеоиздат, 1982, с. 8–37.
Монин А.С., Озмидов Р.В. Турбулентность в океане. – В кн.: Гидрофизика океана. М.: Наука, 1978, с. 148–199. (Океанология, Физика океана; Т.1).
Монин А.С., Каменкович В.М., Корт В.Г Изменчивость Мирового океана. Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 262 с.
Муравьев С.С. О связи структуры звукорассеивающих слоев в океане с гидрофизическими процессами. – Океанология, 1984, т. 24, вып. 2, с. 251–257.
Озмидов Р.В. Процессы вертикального обмена в океане при перемежающейся турбулентности. Препр. / Отд. вычисл. математики АН СССР. М., 1983, № 52. 28 с.
Оуэн Д.Б. Сборник статистических таблиц. М.: ВЦ АН СССР, 1966. 586 с.
Павлов В.Я. Питание криля и некоторые особенности его поведения. – Тр. ВНИРО, 1969, т. 66, с. 207–222.
Павлов В.Я. О характере связи между питанием и некоторыми особенностями поведения Euphausia superba Dana. – Тр. ВНИРО, 1974, т. 49, с. 104–116.
Павлов Д.С., Сабуренков Е.Н. Скорости и особенности движения рыб. – В кн.: Основные особенности поведения и ориентации рыб. М.: Наука, 1974, с. 155–187.
Павлова Е.В. Интенсивность потребления кислорода у некоторых копепод при увеличении объема респирометра. – Биология моря, 1977, т. 42, с. 86–94.
Павлова Е.В. Скорость движения копепод из планктона Индийского океана. – Экология моря, 1981, т. 5, с. 61–65.
Павлова Е.В., Царева Л.В. Влияние голода и наличия пищи на двигательную активность Calanus helgolandicus (Claus). – В кн.: Распределение и поведение планктона в связи с микроструктурой вод. Киев: Наук. думка, 1977, с. 77–84.
Павлова Е.В., Парчевский В.П., Празукин А.В. Изучение характера локомоции у морских копепод с помощью метода главных компонент в лабораторных условиях. – Экология моря, 1982, №11, с. 42–53.
Парин Н.В., Несис К.Н. Микропланктон и нектон. – В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977, с. 159–173. (Океанология. Биология океана; Т. 1).
Парсонс Т.Р., Такахаши М., Харгрейв Б. Биологическая океанография. – М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982. 432 с.
Петипа Т.С. Наблюдения над поведением зоопланктона во время солнечного затмения. – ДАН СССР, 1955, т.104, №2, с. 323–325.
Петипа Т.С. Суточный ритм расхода и накопления жира у Calanus helgolandicus (Claus) в Черном море. – ДАН СССР, 1964, т. 156, №6, с. 1440–1443.
Петипа Т.С. О способах движения и захвата пищи у Calanus helgolandicus (Claus). – В кн: Биология и распределение планктона южных морей. М.: Наука, 1967, с. 37–57.
Петипа Т.С. Трофодинамика копепод в

морских планктонных сообществах. Киев: Наук. думка, 1981. 242 с.

Петипа Т.С., Островская Н.А. Параметры пищевого поведения морских копепод и их количественное описание. – В кн.: Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод.: Киев : Наук. думка, 1977, с. 45–57.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.

Пионтковский С.А. Элементы поведения жертвы в системе "хищник–жертва" на примере морских копепод. Биология моря, 1977, т. 42, с. 11–16.

Пионтковский С.А., Егоров В.Н., Иванов В.Н. Опыт использования Цинка-65 для изучения ритма питания планктонных ракообразных. – Экология моря, 1983, т. 15, с. 84–88.

Плохинский Н.А. Биометрия. Новосибирск: Изд-во Сибирского отделения АН СССР, 1961. 364 с.

Поздынин В.Д., Поярков С.Г Изменчивость гидрофизических характеристик в зоне Перуанского шельфа. – Океанология, 1981, т. 21, вып. 2, с. 229–238.

Полонский А.С. Рыбные ресурсы батиали Мирового океана. – В кн.: Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука, 1979, с. 138–150.

Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1967. 766 с.

Расс Т.С. Глубоководные рыбы. – В кн.: Итоги науки: Достижения океанологии. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 285–315.

Рудяков Ю.А. Детали горизонтального распределения и суточные вертикальные миграции Cypridina (Pyrocypris) sinuosa (G.W. Mueller) (Crustacea, Ostracoda) в западной части экваториальной Пацифики. – В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М.: Наука, 1971 а, с. 213–227.

Рудяков Ю.А. Методы регрессионного и дисперсионного анализа в планктонных исследованиях. – В кн.: Инструкция по сбору и обработке планктона. М.: ВНИРО, 1971б, с. 23–64.

Рудяков Ю.А. Скорость пассивного погружения пелагической остракоды Cypridina sinuosa (G.W. Mueller) в связи с явлением суточных вертикальных миграций. – Океанология, 1972а, т.12, вып.5, с. 926–928.

Рудяков Ю.А. Скорость пассивного перемещения планктонных организмов. – Океанология, 1972б, т.12, вып. 6, с. 1066–1071.

Рудяков Ю.А. К вопросу о влиянии планктона на вязкость морской воды. – Океанология, 1975а, т. 15, вып. 1, с. 134–136.

Рудяков Ю.А. Влияние температуры на двигательную активность планктонных ракообразных. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1975 б, т. 102, с. 280–287.

Рудяков Ю.А. Методы описания вертикального распределения пелагических организмов. – Океанология, 1977 а, т. 17, вып. 2, с. 319–323.

Рудяков Ю.А. Суточные вертикальные миграции пелагических животных. – В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977 б, с. 151–159. (Океанология. Биология океана; Т.1).

Рудяков Ю.А. Скорость пассивного погружения Leptodora kindti в связи с явлением суточных вертикальных миграций. – Биология внутр. вод: Информ. бюл., 1978, т. 38, с. 56–58.

Рудяков Ю.А. Закономерности вертикального распределения пелагической фауны в районе Канарских островов. – Океанология, 1979 а, т. 19, вып. 1, с. 139–145.

Рудяков Ю.А. О суточных вертикальных миграциях пелагических животных в районе Канарских островов. – Океанология, 1979 б, т. 19, вып. 2, с.305–310.

Рудяков Ю.А. Влияние температуры на двигательную активность Leptodora kindti (Cladocera). – Биология внутр. вод: Информ. бюл., 1979 в, т. 43, с. 31–35.

Рудяков Ю.А. Дыхание и подвижность пелагических остракод при разной плотности посадки в респирометре. – Океанология, 1981, т. 21, вып. 2, с. 344–347.

Рудяков Ю.А. Метод логит-анализа в обработке данных о вертикальном распределении пелагических организмов. – Океанология, 1982а, т. 22, вып. 1, с. 143–148.

Рудяков Ю.А. Эврибатность и глубина обитания пелагических животных. – Океанология, 1982 б, т. 22, вып. 2, с. 287–292.

Рудяков Ю.А. Онтогенетическая миграция и вертикальная диффузия пелагических организмов. – ДАН СССР, 1982 в, т. 264, № 3, с. 764–766.

Рудяков Ю.А. Вертикальное распределение Calanus hyperboreus в Арктическом бассейне. – Океанология, 1983а, т. 23, вып. 2, с. 338–345.

Рудяков Ю.А. Динамика вертикального распределения пелагических животных: Автореф. дис. ...д-ра. биол. наук. М.: ИОАН СССР, 1983 б. 33 с.

Рудяков Ю.А. Диффузионная модель онтогенетических и сезонных вертикальных миграций пелагических животных. – Океанология, 1984, т. 24, вып. 1, с. 159–164.

Рудяков Ю.А., Воронина Н.М. Суточные вертикальные миграции Metridia gerlachei в море Скотия. – Океанология, 1973, т. 13, вып. 3, с. 512–514.

Рудяков Ю.А., Сапожников В.В. Некоторые источники ошибок при исследовании дыхания водных беспозвоночных. – Океанология, 1978, т. 18, вып. 4, с. 756–759.

Рудяков Ю.А., Сапожников В.В., Агатова А.И. Изменения пищевой ценности разлагающегося планктона и некоторые особенности процесса регенерации азота и фосфора. – В кн.: Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана: (Биология, физика, химия). М.: Наука, 1984, с. 92–100.

Рудяков Ю.А., Суханова И.Н. О тонкой структуре вертикального распределения Pyrocystis pseudonoctiluca. – Океанология, 1982, т. 22, вып. 6, с. 1002–1006.

Рудяков Ю.А., Цейтлин В.Б. Характеристика суточных вертикальных миграций пелагической фауны в районе Канарских островов. – Океанология, 1976, т. 16, вып. 2, с. 329–335.

Рудяков Ю.А., Цейтлин В.Б. Скорость пассивного погружения морских пелагических организмов. – Океанология, 1980, т. 20, вып. 5, с. 931–936.

Рудяков Ю.А., Цейтлин В.Б. Моделирование процессов питания и формирования вертикального распределения когорты копепод. – Океанология, 1982, т. 22, вып. 4, с. 635–642.

Рудяков Ю.А., Цейтлин В.Б. Имитационная модель независимой популяции рыб, обитающей на подводной возвышенности. – Вопр. ихтиологии, 1985, т. 25, вып. 5.

Рудякова Н.А. Обрастание в северо-западной части Тихого океана. М.: Наука, 1981. 67 с.

Рылов В.М. Об отрицательном значении минерального сестона в питании некоторых планктических Entomostraca в условиях речного течения. – ДАН СССР, 1940, т. 29, № 7, с. 522–524.

Сажин А.Ф., Виноградов М.Е. Вертикальное распределение массовых видов зоопланктона в Японском море. – Океанология, 1979, т. 19, вып. 6, с. 1094–1102.

Сажина Л.И., Балдина Э.П. Распределение сестона на суточных станциях Средиземного моря. – В кн.: Радиохимио-экологические исследования в Средиземном море. Киев: Наук. думка, 1975, с. 62–66.

Семенова Т.Н. О суточных вертикальных миграциях Parathemisto japonica Bov. (Hyperiidea) в Японском море. – Океанология, 1974, т. 14, вып. 2, с. 334–340.

Снедекор Д.У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М.: Сельхозгиз, 1961. 503 с.

Сорокин Ю.И. Черное море. М.: Наука, 1982. 217 с.

Степанов В.Н., Светличный Л.С. К расчету скорости пассивного вертикального перемещения планктонных организмов. – Океанология, 1975, т. 15, вып. 2, с. 321–323.

Степанов В.Н., Светличный Л.С. Исследования гидромеханических характеристик планктонных копепод. Киев: Наук. думка, 1981., 126 с.

Суханова И.Н. Вертикальная структура фитоцена на примере повторяющихся групп. – Океанология, 1976, т. 16, вып. 2, с. 310–315.

Суханова И.Н., Рудяков Ю.А. Состав популяции и вертикальное распределение Pyrocystis pseudonoctiluca (W. Thomson) в западной части экваториальной Пацифики. – В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М.: Наука, 1971, с. 195–203.

Сушкина А.П. Вертикальное распределение Calanus finmarchicus (Gunn.) и его жирность. – ДАН СССР, 1961, т. 141, № 5, с. 1208–1210.

Сущеня Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 207 с.

Тимонин А.Г. Вертикальное микрораспределение зоопланктона в тропической западной Пацифике. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1975, т. 102, с. 245–259.

Тимонин А.Г., Воронина Н.М. Распределение сетного зоопланктона вдоль экватора. Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1975, т. 102, с. 213–231.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Усачев П.И. Описание и методика применения новых приборов волюминометров для определения объема планктона в экспедиционной обстановке. – В кн.: Сборник, посвященный научной деятельности Н.М. Книповича. М.; Л.: Пищепромиздат, 1939, с. 99–114.

Федоров К.Н. Тонкая термохалинная структура вод океана. Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 184 с.

Флинт М.В., Тимонин А.Г., Гептнер М.В., Поляков М.С. Опыт использования электронного замыкателя планктонных сетей с датчиком глубины ("Мурена"). – Океанология, 1978, т. 18, вып. 2, с. 365–372.

Форсайт Д., Малькольм М., Моулер К. Машинные методы математических вычислений. М.: Мир, 1980. 279 с.

Фукс В.Р. Влияние внутренних приливных волн на суточные вертикальные миграции морских промысловых рыб. – Изв. ТИНРО, 1960, т. 46, с. 189–196.

Фукс В.Р., Мещерякова И.М. Влияние внутренних приливных волн на суточное вертикальное распределение планктона. – Изв. ТИНРО, 1959, т. 47, с. 3–35.

Харвей Х.В. Современные успехи химии и биологии моря. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 224 с.

Хромов Н.С., Владимирская Е.В. О некоторых особенностях распределения Calanoides carinatus (Kroyer) у западных берегов Африки. – ДАН СССР, 1979, т. 246, № 5, с. 1275–1277.

Цветков В.И. Реакции рыб на изменения давления и некоторые особенности их гидростатики. – В кн.: Основные особенности поведения и ориентации рыб. М.: Наука, 1974, с. 188–217.

Цейтлин В.Б. Стратегия охоты и вертикальное распределение пелагических зоопланктофагов в тропическом океане. – Океанология, 1976, т. 16, вып. 5, с. 883–894.

Цейтлин В.Б. Размерное распределение пелагических организмов в тропических районах окена. – Океанология, 1981а, т. 21, вып. 1, с. 125–131.

Цейтлин В.Б. Энергетические характеристики и размерное распределение пелагических организмов в тропических районах океана. – Океанология, 1981б, т. 21, вып. 3, с. 529–537.

Цейтлин В.Б. Оценка вертикального потока детрита из поверхностной зоны в тропических районах океана. – Океанология, 1981в, т. 21, вып. 4, с. 713–718.

Цейтлин В.Б. Потребление погружающегося детрита пелагическими животными. – Океанология, 1981 г, т. 21, вып. 5, с. 889–893.

Цейтлин В.Б. Энергетика глубоководных пелагических сообществ.: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. М.: ИОАН СССР, 1981д. 29 с.

Цейтлин В.Б. Перенос органического вещества при суточных вертикальных миграциях пелагических животных в тропических районах океана. – Океанология, 1982, т. 22, вып. 5, с. 827–832.

Цейтлин В.Б. Энергетические потребности и рост глубоководных животных. – Журн. общ. биологии, 1983, т. 44, № 1, с. 71–77.

Чавтур В.Г. Видовой состав и вертикальное распределение пелагических остракод в районе Курило-Камчатского желоба. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1977, т. 108, с. 136–164.

Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977. 200 с.

Чернышев В.Б. Суточные ритмы активности насекомых.: М.: Изд-во МГУ, 1984. 219 с.

Чиндонова Ю.Г., Шулепов В.А. Звукорассеивающие слои как индикаторы внутренних волн в океане. – Океанология, 1965, т. 5, вып. 6.

Численко Л.Л. О плодовитости свободноживущих веслоногих раков. – Исслед. фауны морей, 1977, т. 19, № 27, с. 121–134.

Шмидт П.Ю. Миграции рыб. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 362 с.

Agassiz A. Three cruises of the United States coast and Geodetic Survey steamer "Blake". 1. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1888, vol. 14, p. 1–314.

Allen J.R.L. Sedimentary structures, their

character and physical basis. 1. Amsterdam etc.: Elsevier, 1982. 593 p.

Andrewartha H., Birch L. Distribution and abundance of animals. Chicago: Univ. press, 1954. 782 p.

Angel M.V. The thermocline as an ecological boundary. – Sarsia, 1968, vol. 34, p. 299–312.

Angel M.V. Planktonic ostracods from the Canary Island region; their depth distributions, diurnal migrations and community organization. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1969, vol. 49, N 2, p. 515–553.

Angel M.V. Observations on the behavior of Conchoecia spinirostris. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1970, vol. 50, N 3, p. 731–736.

Angel M.V., Hargreaves P., Kirkpatrick P., Domanski P. Low variability in planktonic and micronectonic populations at 1000 m depth in the vicinity of 42°N, 17°W; evidence against diel migratory behavior in the majority of species. – Biol. Oceanogr., 1982, vol. 1, N 3, p. 287–319.

Apstein C. Das Susswasserplankton: Methode und Resultate der quantitativen Untersuchungen. Kiel; Leipzig: Lipsius und Tischler, 1896. 200 S.

Apstein C. Hat ein Organismus in der Tiefe gebiet, in der er gefischt ist? – Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1910, Bd. 3, S. 17–33.

Aschoff J. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. – Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1960, vol. 25, p. 11–28.

Aschoff J. Circadian activity pattern with two peaks. – Ecology, 1966, vol. 47, N 4, p. 657–662.

Backus R.H., Clark R.C., Wing A.S. Behavior of certain marine organisms during the solar eclipse of July 20, 1963. – Nature, 1965, vol. 205, N 4975, p. 989–991.

Badcock J. The vertical distribution of mesopelagic fishes collected on the SOND cruise. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1970, vol. 50, N 4, p. 1001–1044.

Bainbridge R. Migrations. – In: The physiology of Crustacea. N.Y.: Acad. press, 1961, Pt 2. Sence organs, integration and behavior, p. 431–463.

Baker A.C.de. The vertical distribution of euphausiids near Fuerteventura, Canary Island: (Discovery SOND cruise, 1965). – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1970, vol. 50, N 2, p. 301–342.

Banse K. Über das Verhalten von mezoplanktischen Larven in geschichtetem Wasser. – Kiel. Meeresforsch., 1955, Bd. 11, N 2, S. 188–200.

Banse K. On the vertical distribution of zooplankton in the sea. – Progr. Oceanogr., 1964, vol. 2, p. 53–125.

Bary B.M. Diel vertical migrations of underwater scattering mostly in Saanich Inlet, British Columbia. – Deep-Sea Res., 1967, vol. 14, N 1, p. 35–50.

Bidder G.P. Geotropism and antennae. – Nature, 1929, vol. 123, N 3108, p. 799.

Binet D. Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques copépodes pélagiques des eaux Ivoiriennes. – Cah. ORSTOM. Océanogr., 1977, vol. 15, N 2, p. 111–138.

Birge E.A. Plankton studies on lake Mendota. I. The vertical distribution of the pelagic Crustacea during July, 1894. – Trans. Wis. Acad. Sci., Arts and Lett., 1895, vol. 10, p. 421–484.

Birge E.A. Plankton studies on lake Mendota. II. The Crustacea of the plankton from July, 1894, to December, 1896. – Trans. Wis. Acad. Sci., Arts and Lett., 1898, vol. 11, p. 273–448.

Blaxter I.H.S. Monitoring the vertical movement and light responses of herring and place larvae. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1973, vol. 53, N 3, p. 26–32.

Blaxter J.H.S., Currie R.I. The effect of artificial lights on acoustic scattering layers in the ocean. – Symp. Zool. Soc. London, 1967, vol. 19, p. 1–14.

Bliss C.I. Periodic regression in biology and climatology. – Bull. Conn. Agr. Exp. Stat., 1958, vol. 615, p. 1–55.

Bonner J.T. Size and cycle: An essay on the structure of biology. Princeton: Univ. press, 1965. 219 p.

Bosch H.F., Taylor W.R. Diurnal vertical migration of an estuarine cladoceran, Podon polyphemoides, in the Chesapeake Bay. – Mar. Biol., 1973, vol. 19, N 2, p. 172–181.

Bougis P. Ecologie du plancton marin. II. Le zooplancton. P.: Mason et Cie, 1974. 200 p.

Boxshall G.A., Roe H.S.J. The life history and ecology of the aberrant bathypelagic genus Benthomisophria Sars, 1909 (Copepoda: Misophrioida). – Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Zool., 1980, vol. 38, N 1, p. 9–41.

Breder C.M. Studies on the structure of the

fish school. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1951, vol. 98, N 1, p. 1–27.
Brinton E. Vertical migration and avoidance capability of euphausiids in the California Current. – Limnol. and Oceanogr., 1967, vol. 12, N 3, p. 451–483.
Brinton E. Parameters relating to the distributions of planktonic organisms, especially euphausiids in the eastern tropical Pacific. – Progr. Oceanogr., 1979, vol. 8, p. 125–189.
Brooks E.R., Mullin M.M. Diel changes in the vertical distribution of biomass and species in the Southern California Bight. – CALCOFI Rep., 1983, vol. 24, p. 210–215.
Buskey E.J. Swimming pattern as an indicator of the roles of copepod sensory systems in the recognition of food. – Mar. Biol., 1984, vol. 79, N 2, p. 165–175.
Cahoon L.B. The use of mucus in feeding by the copepod Euchirella venusta Giesbrecht. – Crustaceana, 1982, vol. 43, N 2, p. 202–204.
Calaban M.J., Makarewicz J.C. The effect of temperature and density on the amplitude of vertical migration of Daphnia magna. – Limnol. and Oceanogr., 1982, vol. 27, N 2, p. 262–271.
Caruthers J.W., Thompson R.C., Novarini J.C., Franceschini G.A. The response of deep scattering layers in the Gulf of Mexico to a total solar eclipse. – Deep-Sea Res., 1972, vol. 19, N 4, p. 337.
Cassie R.M. Micro-distribution of plankton. – N.Z. J. Sci., 1959, vol. 2, N 3, p. 398–409.
Cassie R.M. Sample design. – In: Zooplankton sampling. Geneve; Imprimeries Pop., 1968, p. 105–121. (UNESCO Monogr. oceanogr. methodol.; N 2).
Conover R.J. Notes on the molting cycle, development of sexual characters and sex ratio in Calanus hyperboreus. – Crustaceana, 1965, vol. 8, N 3, p. 308–320.
Conover R.J., Paranjape M.A. Comments on the use of a deep tank in planktological research. – Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch., 1977, Bd. 30, N 1/4, S. 105–117.
Corkett C.J., McLaren I.A. The biology of Pseudocalanus. – Adv. Mar. Biol., 1978, vol. 15, p. 1–231.
Cowles T.J. Effects of exposure to sublethal concentrations of crude oil on the copepod Centropages hamatus. 2. Activity patterns. – Mar. Biol., 1983, vol. 78, N 1, p. 53–58.
Cowles T.J., Strickler J.R. Characterization of feeding activity patterns in the planktonic copepod Centropages typicus Kröyer under various food conditions. – Limnol. and Oceanogr., 1983, vol. 28, N 1, p. 106–115.
Cragg S.M. Swimming behavior of the larvae of Pecten maximus (L.) (Bivalvia). – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1980, vol. 60, N 3, p. 551–564.
Cushing D.H. The vertical migration of planktonic Crustacea. – Biol. Rev., 1951, vol. 26, N 2, p. 158–192.
Dawson J.K. Vertical distribution of Calanus hyperboreus in the Central Arctic Ocean. – Limnol. and Oceanogr., 1978, vol. 23, N 5, p. 950–957.
Deevey G.B. A new species of Temoropia (Copepoda: Calanoida) from the Sargasso Sea. – Proc. Biol. Soc. Wash., 1972, vol. 84, N 43, p. 359–370.
Deevey G.B., Brooks A.L. The annual cycle in quantity and composition of the zooplankton of the Sargasso Sea of Bermuda. 2. The surface to 2,000 m. – Limnol. and Oceanogr., 1971, vol. 16, N 6, p. 927–943.
Denman K.L., Gargett A.E. Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. – Limnol. and Oceanogr., 1983, vol. 28, N 5, p. 801–805.
Denton E.J. Buoyancy mechanisms of sea creatures. – Endeavour, 1963, vol. 22, N 85, p. 3–8.
Deuser W.G., Ross E.H. Seasonal change in the flux of organic carbon in the deep Sargasso Sea. – Nature, 1980, vol. 283, N 5745, p. 364–365.
Digby P.S. Mechanism of sensitivity to hydrostatic pressure in the prawn, Palaemonetes varians Leach. – Nature, 1961, vol. 191, N 4786, p. 366–368.
Domanski P. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. 8. A multivariate analysis of community structure. – Progr. Oceanogr., 1984, vol. 13, p. 491–511.
Donaldson H.A. Vertical distribution and feeding of sergestid shrimps (Decapoda: Natantia) collected near Bermuda. – Mar. Biol., 1975, vol. 31, N 1, p. 39–50.
Elderton W.P., Johnson N.L. Systems of frequency curves. – Cambridge: Univ. press, 1969. 216 p.
Enright J.T., Hamner W.M. Vertical diurnal migration and endogenous rhythmicity. –

Science, 1967, vol. 157, N 3791, p. 937–941.
Epp R.W., Lewis W.M. Sexual dimorphism in Brachionus plicatilis (Rotifera): Evolutionary and adaptive significance. – Evolution, 1979, vol. 33, N 3, p. 919–928.
Esterly C.O. The occurence of a rhythm in the geotropism of two species of plankton copepods when certain recurring external conditions are absent. – Univ. Cal. Publ. Zool., 1917, vol. 16, p. 393–400.
Esterly C.O. Reactions of various planktonic animals with reference to their diurnal migration. – Univ. Cal. Publ. Zool., 1919, vol. 19, p. 1–83.
Ettershank G. Age structure and cyclical annual size change in the antarctic krill, Euphausia superba Dana. – Polar Biol., 1983, vol. 2, N 3, p. 184–193.
Ewald W.F. Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaction einiger Cladoceren und deren Bedeutung fur die Theorie der Tropismen. III. – Biol. Zentr.-Bl., 1910, Bd. 30, S. 379–399.
Ewald W.F. On artificial modification of light reactions and the influence of electrolytes on phototaxis. – J. Exp. Zool., 1912, vol. 13, N 4, p. 591–611.
Eyden D. Specific gravity as a factor in the vertical distribution of plankton. – Proc. Cambridge Philos. Soc. Biol. Sci., 1923, vol. 1, p. 49–55.
Fager E.W., McGowan J.A. Zooplankton species groups in the North Pacific. – Science, 1963, vol. 140, N 3566, p. 453–460.
Feigenbaum D., Reeve M.R. Prey detection in the Chaetognatha: Response to a vibrating probe and experimental determination of attack distance in large aquaria. – Limnol. and Oceanogr., 1977, vol. 22, N 6, p. 1052–1058.
Finenko Z.Z., Zaika V.E. Particulate organic matter and its role in the productivity of the sea. – In: Marine food chains / Ed. J.H. Steele. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1970, p. 32–45.
Fleminger A., Clutter R.I. Avoidance of towed nets by zooplankton. – Limnol. and Oceanogr., 1965, vol. 10, N 1, p. 96–104.
Forward R.B. Negative phototaxis in crustacean larvae: Possible functional significance. – J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1974, vol. 16, N 1, p. 11–17.
Fox H.M., Mitchell I. Relation of the rate of antennal movement in Daphnia to the number of eggs carried in the brood pouch. – J. Exp. Biol., 1953, vol. 30, p. 238–242.
Foxton P. The vertical distribution of pelagic decapods (Crustacea: Natantia) collected on the SOND Cruise, 1965. I. The Caridea. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1970a, vol. 50, N 4, p. 939–960.
Foxton P. The vertical distribution of pelagic decapods (Crustacea: Natantia) collected on the SOND Cruise, 1965. II. The Penaeidea and general discussion. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1970b, vol. 50, N 4, p. 961–1000.
Frankenberg G. Die Schwimmblasen von Corethra. – Zool. Jb. Abt. 1, 1915, Bd. 35, S. 505–592.
Franz V. Zur Frage der vertikalen Wanderungen der Planktontiere. – Arch. Hydrobiol., 1912, Bd. 7, S. 493–499.
Fryer G. The feeding mechanism of some freshwater cyclopoid copepods. – Proc. Zool. Soc. London, 1957, vol. 129, p. 1–25.
Furuhashi K. Studies on the vertical distribution of copepods in the Oyashio region east of Japan and in the Kuroshio region south of Japan. – Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 1966, vol. 14, N 4, p. 295–322.
Fruss C.M., Ogren C.H. Factors affecting activity and burrowing habits of the pink shrimp, Penaeus duroratum Burkenwoud. – Biol. Bull., 1966, vol. 130, N 2, p. 170–191.
Gardiner A.C. Vertical distribution in Calanus finmarchicus. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1933, vol. 18, N 2, p. 575–610.
George R.Y., Marum J.P. Behavior and tolerance of euplanktonic organisms to increased hydrostatic pressure. – Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1974, Bd. 59, N 2, S. 175–186.
Gerritsen J. Instar-specific swimming patterns and predation of planktonic copepods. – Verh. Intern. Vereinig. theor. und angew. Limnol., 1978, Bd. 20, S. 2531–2536.
Gerritsen J. Behavioral responcs of Daphnia to rate of temperature change: Possible enhancement of vertical migration. – Limnol. and Oceanogr., 1982, vol. 27, N 2, p. 254–261.
Glick P.A. The distribution of insects, spiders and mites in the air. – Tech. Bull. US Dep. Agr., 1939, N 673, p. 1–150.
Gooday A.J., Moguilevsky A. The sinking velocities of some halocyprid ostracods. – J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1975, vol. 19, N 2, p. 105–116.

Grainger J.N.R. First stages in the adaptation of poikilotherms to temperature change. – In: Physiological adaptation. Wash., 1958, p. 79–91.

Gray J. How fishes swim. – In: Oceanography. San Francisco, 1971, p. 228–234.

Grønvik S., Hopkins C.C.E. Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, Northern Norway: Generation cycle, seasonal vertical distribution and seasonal variations in body weight and carbon and nitrogen content of the copepod Metridia longa (Lubbock). – J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1984, vol. 80, N 1, p. 93–107.

Grosser B.I., Baylor F.R., Smith F.E. Analysis of geotactic responses in Daphnia magna. – Ecology, 1953, vol. 34, p. 804–805.

Hagerman L., Østrup J. Seasonal and diel activity variations in the shrimp Palaemon adspersus from a brackish, non-tidal area. – Mar. Ecol. Progr. Ser., 1980, vol. 2, N 4, p. 329–335.

Hamner W.P., Madin L.P., Alldredge A.L. et al. Underwater observations of gelatinous zooplankton: Sampling problems, feeding biology and behavior. – Limnol. and Oceanogr., 1975, vol. 20, N 6, p. 907–917.

Hansen K.V. On the diurnal migration of zooplankton in relation to the discontinuity layer. – J. Cons. intern. explor. mer, 1951, vol. 17, N 3, p. 231–241.

Harder W. Reactions of plankton organisms to water stratification. – Limnol. and Oceanogr., 1968, vol. 13, N 1, p. 156–168.

Hardy A.C. The open sea, its natural history. 1. The world of plankton. L.: Collins, 1956. 335 p.

Hardy A.C., Bainbridge R. Vertical migrations of plankton animals. – Nature, 1951, vol. 168, N 4269, p. 327–328.

Hardy A.C., Paton N. Experiments on the vertical migration of plankton animals. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1947, vol. 26, N 4, p. 467–526.

Harris J.E. Physical factors involved in the vertical migration of plankton. – Quart. J. Miscrosc. Sci., 1953, vol. 94, N 4, p. 537–550.

Harris J.E. The role of endogenous rhythms in vertical migiation. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1963, vol. 43, N 1, p. 153–166.

Harvey H.W. Biological chemistry and physics of sea water. Cambridge, 1928. 194 p.

Haury L.R., Kenyon D.E., Brooks J.R. Experimental evaluation of the avoidance reaction of Calanus finmarchicus. – J. Plankton Res., 1980, vol. 2, N 3, p. 187–202.

Herbers J.M. Time resources and laziness in animals. – Oecologia, 1981, vol. 49, N 2, p. 252–262.

Herter K. Der Temperatursinn der Tiere. Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen, 1962. 80 S.

Hesthagen I.H. Diurnal and seasonal variations in the nearbottom fauna – the hyperbenthos – in one of the deeper channels of the Kieler Bucht. – Kiel. Meeresforsch., 1973, Bd. 29, N 2, S. 116–140.

Heusner A.A., Enright J.T. Long time activity recording in small aquatic animals. – Science, 1966, vol. 154, N 3748, p. 532–533.

Hirota Y., Nemoto T., Marumo R. Vertical distribution of larvae of Euphausia nana and E. similis (Crustacea: Euphausiacea) in Sagami Bay and Suruga Bay, Central Japan. – Mar. Biol., 1984, vol. 81, N 2, p. 131–137.

Hirsche H.-J. The cultivation of Calanoides carinatus Krøyer (Copepoda: Calanoida) under different temperature and food conditions – with description of eggs and nauplii. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1980, vol. 60, N 1, p. 115–125.

Hopkins J.T. A study the diatoms of the Ouse estuary, Sussex. 1. The movement of the mud-flat diatom flora in response to some chemical and physical changes. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1963, vol. 43, N 3, p. 653–663.

Horn M.H., Riggs C.D. Effects of temperature and light on the rate of air breathing of the bowfin, Amia calva. – Copeia, 1973, vol. 4, p. 653–657.

Huntley M., Brooks E.R. Effects of age and food availability on diel vertical migration of Calanus pacificus. – Mar. Biol., 1982, vol. 71, N 1, p. 23–31.

Hure J., Scotto di Carlo B. New patterns of diurnal vertical migration of some deep-water copepods in the Tyrrhenian and Adriatic Seas. – Mar. Biol., 1974, vol. 28, N 3, p. 179–184.

Hutchinson G.E. A treatise on limnology. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. N.Y.: Wiley, 1967. 1115 p.

Ikeda T. Nutritional ecology of marine zooplankton. – Mem. Fac. Fish. Hokkaigo Univ., 1974, vol. 22, N 1, p. 1–97.

Iles E.J. A preliminary report on the Ostra-

coda of the Benguela Current. Discov. Rep., 1953, vol. 26, p. 259–280.

Isaacs J.D., Schwartzlose R.A. Migrant sound scatterers: Interaction with the sea floor. – Science, 1965, vol. 150, N 3705, p. 1810–1813.

Ittekkof V., Deuser W.G., Degens E.F. Seasonality in the fluxes of sugars, amino acids and amino sugars to the deep ocean: Sargasso Sea. – Deep-Sea Res., 1984, vol. 31, N 9, p. 1057–1069.

Jacobs W. Das Schweben der Wasserorganismen. – Ergeb. Biol., 1935, Bd. 11, S. 131–218.

Johnson C.G. The aerial dispersal of aphids. – Discovery, 1953, vol. 14, N 1, p. 18–22.

Johnson C.G. The distribution of insects in the air and the empirical relation of density to height. – J. Anim. Ecol., 1957, vol. 26, N 2, p. 479–494.

Johnson C.G. A basis for a general system of insect migration and dispersal by flight. – Nature, 1960, vol. 186, N 4722, p. 348–350.

Johnson N.L., Leone F.C. Statistics and experimental design in engineering and the physical sciences. N.Y.: Wiley, 1977. Vol. 1. 592 p.

Kerfoot W.B. Bioenergetics of vertical migration. – Amer. Natur., 1970, vol. 104, p. 529–546.

Kerfoot W.B. Combat between predatory copepods and their prey: Cyclops, Epischura and Bosmina. – Limnol. and Oceanogr., 1978, vol. 23, N 6, p. 1089–1102.

Kikuchi K. Diurnal migration of planktonic Crustacea. – Quart. Rev. Biol., 1930, vol. 5, p. 1–189.

Kikuchi K. Studies on vertical distribution of the plankton Crustacea. II. The reversal of phototropic and geotropic signs of the plankton Crustacea with reference to vertical movement. – Rec. Oceanogr. Works Jap., 1938, vol. 10, p. 17–41.

Kils U. Preliminary data on volume, density and cross section area of antarctic krill, Euphausia superba. – Meeresforsch., 1979a, vol. 27, N 3, p. 207–209.

Kils U. Swimming speed and escape capacity of antarctic krill, Euphausia superba. – Kiel. Meeresforsch., 1979b, Bd. 27, N 4, S. 264–266.

Kils U. Size dissociation in krill swarms. – Kiel. Meeresforsch., 1981, S.-H. 5, S. 262–263.

Knight-Jones E.W., Morgan E. Responses of marine animals to changes in hydrostatic pressure. – Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 1966, vol. 4, p. 267–299.

Knight-Jones E.W., Qasim S.Z. Responses of some marine plankton animals to changes in hydrostatic pressure. – Nature, 1955, vol. 175, N 4465, p. 941–942.

Komaki Y., Matsuye Y. Observation on the so-called deep scattering layer (D.S.L.), with special reference to the vertical distribution of plankton. – J. Tokyo Univ. Fish., 1956, vol. 42, N 2, p. 139–150.

Krause M., Trahms J. Vertical distribution of copepods (all developmental stages) and other zooplankton during spring bloom in the Fladen Ground area of the North Sea. – Netherl. J. Sea Res., 1982, vol. 16, p. 217–230.

Kullenberg G. Note on the role of vertical mixing in relation to effects of UV-radiation on the marine environment. – In: The role of solar ultraviolet radiation in marine ecosystems. Proc. NATO conf. Copenhagen, 1980, p. 283–292.

Landry M.R. Predatory feeding behavior of marine copepod Labidocera trispinosa. – Limnol. and Oceanogr., 1978, vol. 23, N 6, p. 1103–1114.

Lee R.F. Lipid composition of the copepod Calanus hyperboreas from the Arctic Ocean: Changes with depth and season.– Mar. Biol., 1974, vol. 26, N 4, p. 313–318.

Legendre L., Demers S. Towards dynamic biological ocenography and limnology. – Canad. J. Fish. Aquat. Sci., 1984, vol. 41, N 1, p. 2–19.

Lillelund K., Lasker R. Laboratory studies of predation by marine copepods on fish larvae. – Fish. Bull., 1971, vol. 69, N 3, p. 655–667.

Lincoln R.J. A laboratory investigation into the effects of hydrostatic pressure on the vertical migration of planktonic crustacea. – Mar. Biol., 1970, vol. 6, N 1, p. 5–11.

Longhurst A.R. Vertical migration. – In: Ecology of the seas. Oxford: Blackwell, 1976a, p. 116–137.

Longhurst A.R. Interactions between zooplankton and phytoplankton profiles in the eastern tropical Pacific Ocean. – Deep-Sea Res., 1976b, vol. 23, N 8, p. 729–754.

Longhurst A., Sameoto D., Herman A. Vertical distribution of arctic zooplankton in summer: Eastern Canadian

archipelago. – J. Plankton Res., 1984, vol. 6, N 1, p. 137–168.
Lowndes A.G. The density of some living aquatic organisms. – Proc. Linn. Soc. London, 1938, vol. 150, p. 62–73.
Lozeron H. Sur la répartition vertical du plankton dans le lac de Zürich, de décembre 1900 à décembre 1901. – Vischr. Naturforsch. Ges. Zürich, 1902, Bd. 47, S. 115–198.
MacDonald A.G., Gilchrist I. Further studies on the pressure tolerance of deep-sea crustacea, with observations using a new high-pressure trap. – Mar. Biol., 1978, vol. 45, N 1, p. 9–21.
MacDonald A.G., Gilchrist I., Teal J.M. Some observations on the tolerance of oceanic plankton to high hydrostatic pressure. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1972, vol. 52, N 1, p. 213–223.
Macquart-Moulin C. L'activite natatoire rythmique chez les péracarides benthoplanctoniques: Déterminisme endogene des rythmes nycthemeraux. – Tethys, 1973, vol. 5, N 1, p. 209–231.
Marshall S.M., Nicholls A.G., Orr A.P. On the biology of Calanus finmarchicus. 5. Seasonal distribution, size, weight and chemical composition in Loch Striven in 1933 and their relation to the phytoplankton. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1934, vol. 19, N 2, p. 793–827.
Marshall S.M., Orr A.P. The biology of a marine copepod Calanus finmarchicus (Gunnerus). Edinburgh; London: Oliver and Boyd, 1955. 188 p.
Mauchline J. Estimating production of midwater organisms. – Mar. Sci., 1977, vol. 5, p. 177–216.
Mauchline J. The biology of mysids and euphausiids. – Adv. Mar. Biol., 1980, vol. 18, p. 1–681.
Mauchline J., Fisher L.R. The biology of euphausiids. – Adv. Mar. Biol., 1969, vol. 7, p. 1–677.
McAllister C.D. Zooplankton studies at ocean weather station "P" in the Northeast Pacific Ocean. – J. Fish. Res. Board Canada, 1961, vol. 18, N 1, p. 1–29.
McConnaughey R.A., Sulkin S.D. Measuring the effects of thermoclines on the vertical migration of larvae of Callinectes sapidus (Brachiura: Portunidae) in the laboratory. – Mar. Biol., 1984, vol. 81, N 2, p. 139–145.
McLaren I.A. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. – J. Fish. Res. Board Canada, 1963, vol. 20, N 3, p. 685–727.
McLaren I.A. Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod. – Amer. Natur., 1974, vol. 108, N 959, p. 91–102.
Mensah M.A. The occurence of the marine copepod Calanoides carinatus (Krøyer) in Ghanaian waters. – Ghana J. Sci., 1974, vol. 14, N 2, p. 147–166.
Menzies R.J. On the food and feeding habits of abyssal organisms as exemplified by the Isopoda. – Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1962, Bd. 47, N 3, S. 339–358.
Meuwis A.L., Heuts M.J. Temperature dependence of breathing rate in carp. – Biol. Bull., 1957, vol. 112, N 1, p. 97–107.
Mills C.E. Density is altered in hydromedusae and ctenophores in response to changes in salinity. – Biol. Bull., 1984, vol. 166, N 1, p. 206–215.
Mills C.E., Vogt R.G. Evidence that ion regulation in hydromedusae and ctenophores does not facilitate vertical migration. – Biol. Bull., 1984, vol. 166, N 1, p. 216–227.
Moore H.B. The zooplankton of the upper waters of the Bermuda area of the N. Atlantic. – Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 1949, vol. 12, N 2, p. 1–97.
Moore H.B. The relation between the scattering layer and the euphausiacea. – Biol. Bull., 1950, vol. 99, N 2, p. 181–212.
Moore H.B., Owre H., Jones E., Dow T. Plankton of the Florida Current. III. The control of the vertical distribution of zooplankton in the daytime by light and temperature. – Bull. Mar. Sci. Gulf and Carribean, 1953, vol. 3, N 2, p. 83–95.
Müller K. Circadian rhythms of locomotor activity in aquatic organisms in the subarctic summer. – Aquilo. Ser. Zool., 1973, vol. 14, p. 1–18.
Munk W.H., Riley G.A. Absorbtion of nutrients by aquatic plants. – J. Mar. Res., 1952, vol. 11, N 2, p. 215–240.
Murray J., Hjort J. The depths of the ocean. L.: McMillan, 1912. 821 p.
Nakayama Y. Successive changes of the vertical distribution of Aidanosagitta delicata (Tokioka) at a fixed station in a cove of Tanabe Bay. – Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 1970, vol. 18, N 3, p. 207–213.
Nicholls A.G. On the biology of Calanus finmarchicus. III. Vertical distribution and diurnal migration in the Clyde-Sea

area. – J. Mar. Assoc. U.K., 1933, vol. 19, N 1, p. 139–164.
Nival P., Malara P., Charra R. et al. Étude de la respiration et de l'excrétion de quelques Copépodes planctoniques (Crustacea) dans la zone de remoute'e d'ean profonde de cotes Marocaines. – J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1974, vol. 15, N 3, p. 131–200.
Okubo A. Diffusion and ecological problems: Mathematical models. B.: Springer, 1980. 254 p.
Ostwald W. Zur Theorie des Planktons. – Biol. Zentr.-Bl., 1902, Bd. 22, S. 596–605.
Palmer M.A. Invertebrate drift: Behavioral experiments with intertidal meiobenthos. – Mar. Behav. and Physiol., 1984, vol. 10, N 3, p. 235–253.
Pardi L., Papi F. Kinetic and tactic responses. – In: The physiology of Crustacea. N.Y.: Acad. press, 1961, pt 2, p. 365–398.
Park O. Nocturnalism – the development of a problem. – Ecol. Monogr., 1940, vol. 10, p. 485–536.
Parker G.H. The reactions of copepods to various stimuli and bearing of this on the daily depth migration. – Bull. US Fish Comm., 1902, vol. 21, p. 103–123.
Pearcy W.G., Small C.F. Effects of pressure on the respiration of vertically migrating crustaceans. – J. Fish. Res. Board Canada, 1968, vol. 25, N 7, p. 1311–1316.
Pearre S. Problems of detection and interpretation of vertical migration. – J. Plankton Res., 1979, vol. 1, p. 29–44.
Pennak R.W. An effective method of diagraming diurnal movements of zooplankton organisms. – Ecology, 1943, vol. 24, p. 405–407.
Price C.A., Onge-Burns J.M.St., Colton J.B., Joyce J.E. Automatic sorting of zooplankton by isopycnic sedimentation in gradients of silica: Performance of a "Rho Spectrometer". – Mar. Biol., 1977, vol. 42, N 3, p. 225–231.
Pugh P.R. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. 7. Siphonophores. – Progr. Oceanogr., 1984, vol. 13, p. 461–489.
Raymont J.E.C. Plankton and productivity in the oceans. Oxford: Pergamon press, 1963. 660 p.
Rice A.L. Observations on the effects of changes of hydrostatic pressure on the behavior of some marine animals. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1964, vol. 44, N 1, p. 163–176.
Richter G. Field and laboratory observations on the diurnal vertical migration of marine gastropod larvae. – Netherl. J. Sea Res., 1973, vol. 7, p. 126–134.
Riley G.A., Stommel H., Bumpus D.F. Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. – Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 1949, vol. 12, N 3, p. 1–169.
Roe H.S.J. The vertical distributions and diurnal migrations of calanoid copepods collected on the SOND Cruise, 1965. 1. The total population and general discussion. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1972, vol. 52, N 2, p. 277–314.
Roe H.S.J. Observations on the diurnal vertical migrations of an oceanic animal community. – Mar. Biol., 1974, vol. 28, N 2, p. 99–114.
Roe H.S.J. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. 4. The copepods. – Progr. Oceanogr., 1984, vol. 13, p. 353–388.
Rokop F.J. Seasonal reproduction of the brachiopod Frieleia halli and the scaphopod Cadulus californicus at bathyal depths in the deep sea. – Mar. Biol., 1977, vol. 43, N 3, p. 237–246.
Rosenberg G. Filmed observations of filter feeding in the marine planktonic copepod Acartia clausii. – Limnol. and Oceanogr., 1980, vol. 25, N 4, p. 738–742.
Rudjakov J.A. The possible causes of diel vertical migrations of planktonic animals. – Mar. Biol., 1970, vol. 6, N 2, p. 98–105.
Russel F.S. The vertical distribution of plankton in the sea. – Biol. Rev., 1927, vol. 2, N 3, p. 213–262.
Schallek W. The reaction of certain Crustacea to direct and to diffuse light. – Biol. Bull., 1943, vol. 84, p. 98–105.
Schembri P.J. Locomotion, feeding, grooming and the behavioral responses to gravity, light and hydrostatic pressure in the stage I zoea larvae of Ebalia tuberosa (Crustacea: Decapoda: Leucosiidae). – Mar. Biol., 1982, vol. 72, N 2, p. 125–134.
Schneider F. Dispersal and migration. – Annu. Rev. Entomol., 1962, vol. 7, p. 223–242.
Schröder R. Verticalverteilung des Zooplankton und Thermokline. Arch. Hydrobiol., 1962, Bd. 25, N 4, Suppl., S. 401–410.

Schütt F. Analytische Planktonstudien. Kiel; Leipzig: Lipsius, 1892. 117 S.
Segal E. Initial response of the heart rate of a gastropod, Acmaea limatula, to abrupt changes in temperature. – Nature, 1962, vol. 195, N 4842, p. 674–675.
Sekiguchi H. Seasonal and ontogenetic vertical migrations in some common copepods in the northern region of the North Pacific. – Bull. Fac. Fish. Mie Univ., 1975, N 2, p. 29–38.
Shulenberger E. Vertical distributions, diurnal migrations and sampling problems of hyperiid amphipods in the North Pacific central gyre. – Deep-Sea Res., 1978, vol. 25, N 7, p. 605–623.
Siedentop W. Physiologische Beobachtungen an Leptodora kindtii. – Arb. Ung. Biol. Forsch. Inst., 1930, Bd. 3, S. 76–81.
Skud B.E. Responses of marine organisms during the solar eclipse of July, 1963. – Fish. Bull., 1968, vol. 66, N 2, p. 259–272.
Smayda T.J. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. – Oceanogr. Mar. Biol., 1970, vol. 8, p. 353–414.
Southern R., Gardiner A.C. A preliminary account of some observations on the diurnal migration of the Crustacea of the plankton of Lough Derg. – Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1926, Bd. 15, N 5/6, S. 323–326.
Southern R., Gardiner A.C. Reports from the limnological laboratory. II. The diurnal migrations of the Crustacea of the plankton in Lough Derg. – Proc. Roy. Irish Acad., 1932, vol. 40, N 11, p. 121–159.
Southward A.J. On the behavior of barnacles. IV. The influence of temperature on cirral activity and survival of some warm-water species. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1962, vol. 42, N 2, p. 163–177.
Southward A.J., Crisp D.J. Activity rhythms of barnacles in relation to respiration and feeding. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1965, vol. 45, N 1, p. 161–186.
Stearns D.E., Forward R.B. Photosensitivity of the calanoid copepod Acartia tonsa. – Mar. Biol., 1984a, vol. 82, N 1, p. 85–89.
Stearns D.E., Forward R.B. Copepod photobehavior in a simulated light environment and its relation to nocturnal vertical migration. – Mar. Biol., 1984b, vol. 82, N 1, p. 91–100.
Steele J.H. The quantitative ecology of marine phytoplankton. – Biol. Rev., 1959, vol. 34, N 2, p. 129–158.
Strickler J.R. Über das Schwimmverhalten von Cyclopoiden bei Verminderungen der Bestrahlungsstärke. – Schweiz. Ztschr. Hydrol., 1969, Bd. 31, N 2, S. 150–180.
Sullivan C.M. Temperature reception and responses in fish. – J. Fish. Res. Board Canada, 1954, vol. 11, N 2, p. 153–170.
Teal J.M. Pressure effects on the respiration of vertically migrating decapod Crustacea. – Amer. Zool., 1971, vol. 11, p. 571–576.
Thurston M.H. The vertical distribution and diurnal migration of the Crustacea Amphipoda collected during the SOND Cruise, 1965. I. The Gammaridea. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1976a, vol. 56, N 2, p. 359–382.
Thurston M.H. The vertical distribution and diurnal migration of the Crustacea Amphipoda collected during the SOND Cruise, 1965. II. The Hyperiidae and general discussion. – J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1976b, vol. 56, N 2, p. 438–470.
Valdez V. Internal waves in an echo sounder record. – Deep-Sea Res., 1960, vol. 7, N 2, p. 148.
Venrick E.L. Winter mixing and the vertical stratification of phytoplankton – another look. – Limnol. and Oceanogr., 1984, vol. 29, N 3, p. 636–640.
Verwey J. The role of some external factors in the vertical migration of marine animals. – Netherl. J. Sea Res., 1966, vol. 3, N 2, p. 245–266.
Vinogradov M.E. Ecosystems of equatorial upwellings. – In: Analysis of marine ecosystems. L.; N.Y.: Acad. press, 1981, p. 69–93.
Vives F. Distribución y migracion vertical de los copepodos planktonicos (Calanoida) del S.O. de Portugal. – Invest. pesq., 1970, vol. 34, N 2, p. 529–564.
Voronina N.M. The spatial structure of the interzonal copepod populations in the Southern Ocean. – Mar. Biol., 1972, vol. 15, N 4, p. 336–343.
Waldvogel T. Der Lützelsee und das Lautikerreid, ein Beitrag zur Landeskunde. – Vischr. Naturforsch. Ges. Zürich, 1900, Bd. 45, S. 277–350.
Wangersky P.J. The distribution of particulate organic carbon in the oceans: Ecological implications. – Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1978, Bd. 63, N 4, S. 567–574.

Waterman T., Nunnemacher R., Chace F., Clarke G. Diurnal vertical migrations of deepwater plankton. – Biol. Bull., 1939, vol. 76, N 2, p. 256–279.

Webb P.W. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. – Bull. Fish. Res. Board Canada, 1975, vol. 190, p. 1–158.

Welsh J.H. Temperature and light as factors influencing the rate of swimming of larvae of the mussel crab, Pinnotheres maculatus Say. – Biol. Bull., 1932, vol. 63, N 2, p. 310–326.

Wiborg K.F. Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters of western and northwestern Norway with special reference to the Copepoda. – Fiskerdir. skr. Ser. Havunders., 1954, bd 11, N 1, s. 1–246.

Wiborg K.F. Quantitative variations of the zooplankton in norwegian coastal and offshore waters during the years 1949–1956. – Fiskerdir. skr. Ser. Havunders., 1958, bd 12, N 1, s. 1–17.

Widdows J. Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate and oxigen uptake of Mytilus edulis. – Mar. Biol., 1973, vol. 20, N 4, p. 269–276.

Williams R., Lindley J.A. Plankton of the Fladen Ground during FLEX-76. 3. Vertical distribution, population dynamics and production of Calanus finmarchicus (Crustacea: Copepoda). – Mar. Biol., 1980, vol. 60, N 1, p. 47–56.

Wishner K.F. The biomass and ecology of the deep-sea benthopelagic (near-bottom) plankton: Ph. D. Diss. / Univ. Cal. San Diego, 1979. 162 p.

Worthington E.B. Vertical movements of freshwater macroplankton. – Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1931, Bd. 25, N 5/6, S. 394–436.

Zaret R.E., Kerfoot W.C. The shape and swimming techique of Bosmina longirostris. Limnol. and Oceanogr., 1980, vol. 25, N 1, p. 128–133.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Глава 1. Статистическое описание вертикального распределения особей пелагических животных 6

1.1. Методы описания вертикального распределения пелагических организмов . . 6

1.1.1. Обработка данных, полученных замыкающимися орудиями лова 7

1.1.2. Обработка данных, полученных ловами без замыкания 14

1.2. Статистический анализ эмпирических данных 17

1.2.1. Вертикальное распределение в пределах слоя 0–950 м . . . 17

1.2.2. Вертикальное распределение во всей водной толще . . 21

1.2.3. Анализ тонкой структуры вертикального распределения популяций 27

Глава 2. Плавучесть и скорость пассивного погружения пелагических организмов 33

2.1. Методика измерения скорости пассивного погружения 34

2.2. Результаты измерений. 35

2.2.1. Ориентация при погружении 35

2.2.2. Значения скорости пассивного погружения и их варьирование в пределах популяции 36

2.2.3. Зависимость скорости погружения от плотности организма и свойств воды 38

2.2.4. Регуляция скорости пассивного погружения 40

2.2.5. Зависимость скорости погружения от размера организма 41

Глава 3. Двигательная активность пелагических животных 44

3.1. Методы исследования двигательной активности 44

3.2. Скорость активного движения 46

3.3. Частота гребных движений и ее связь со скоростью плавания 48

3.4. Соотношение скоростей активного и пассивного перемещения 49

3.5. Изменения скорости активного движения 50

3.5.1. Влияние температуры. 50

3.5.2. Влияние давления. 53

3.5.3. Влияние освещенности и проявление суточного ритма активности. 53

3.5.4. Влияние концентрации планктона. 54

3.5.5. Влияние концентрации пищевых частиц 55

Глава 4. Суточные изменения вертикального распределения . 57

4.1. Определение и описание хода суточной миграции . 57

4.2. Влияние внешних условий на ход суточной вертикальной миграции 63

4.3. Механизм суточных вертикальных перемещений . 65

4.4. Математическое моделирование суточных вертикальных миграций зоопланктона 73

4.4.1. Элементарная модель суточной вертикальной миграции 73

4.4.2. Моделирование суточной вертикальной миграции и питания пелагических организмов . 78

4.5. Значение суточных вертикальных миграций . 85

Глава 5. **Онтогенетические и сезонные вертикальные миграции** 88
5.1. Основные определения и описание хода низкочастотных вертикальных миграций 88
5.2. Механизм онтогенетических и сезонных вертикальных миграций 92
5.3. Онтогенетическая миграция и вертикальная диффузия пелагических животных 95
5.4. Математическое моделирование онтогенетических и сезонных вертикальных миграций 97

Глава 6. **Заключение** 104
6.1. Механизм формирования картины вертикального распределения 104
6.2. Пространственная структура пелагических сообществ 105
6.3. Вертикальное распределение планктона как источник сведений о потоке органического вещества в глубины океана 108
6.4. Соотношение пространственных и временных масштабов биологических процессов в океане 110

Выводы 115
Литература 118

19346



Юрий Александрович

Рудяков

**ДИНАМИКА
ВЕРТИКАЛЬНОГО
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
ПЕЛАГИЧЕСКИХ
ЖИВОТНЫХ**

*Утверждено к печати
Институтом океанологии
им. П.П. Ширшова
Академии наук СССР*

Редактор издательства
А.М. Гидалевич

Художник
Ю.С. Шлепер

Художественный редактор
Н.А. Фильчагина

Технические редакторы
*Л.Н. Богданова,
Н.М. Бурова*

Корректор
Г.В. Дубовицкая

Набор выполнен в издательстве
на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 31424

Подписано к печати 22.11.85. Т–19330
Формат 60 х 90 1/16
Бумага для глубокой печати
Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная
Усл.печ.л. 8,5. Усл.кр.-отт. 8,7
Уч.-изд.л. 10,2. Тираж 600 экз.
Тип. зак. 965. Цена 1 р. 50 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485,
Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12